PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

45. BAND, 1. HEFT

MIT 31 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 20. JANUAR 1955)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1955

Planta (Berl.)

Preis DM 25.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

---

45. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 1. Heft

Seite

Brodführer, U., Der Einfluß einer abgestuften Dosierung von ultravioletter Sonnenstrahlung auf das Wachstum der Pflanzen. Mit 19 Textabbildungen 1

Eberhardt, F., Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte. Mit 5 Textabbildungen 57

Libbert, E., Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung 68

Kausch, W., Die Samenkeimung im Tensiostaten. Mit 2 Textabbildungen . 82

Kessler, E., Über die Wirkung von 2,4-Dinitrophenol auf Nitratreduktion und Atmung von Grünalgen. Mit 5 Textabbildungen 94

Linskens, H. F., und R. Knapp, Über die Ausscheidung von Aminosäuren in reinen und gemischten Beständen verschiedener Pflanzenarten 106

Schumacher, W., und M. Hülsbruch, Zur Frage der Bewegung fluorescierender Farbstoffe im Pflanzenkörper 118

Planta, Bd. 45, S. 1—56 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München
und dem Physikalisch-Meteorologischen Observatorium Davos *.

DER EINFLUSS EINER ABGESTUFTEN DOSIERUNG VON ULTRAVIOLETTER SONNENSTRAHLUNG AUF DAS WACHSTUM DER PFLANZEN.

Von
URSULA BRODFÜHRER.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Juni 1954.)

A. Einleitung und Fragestellung.

I. Die Beziehungen zwischen botanischen Untersuchungen und der Entwicklung physikalisch-technischer Erkenntnisse.

Ein Jahrhundert verging, bis nach der Entdeckung der ultravioletten Strahlen durch RITTER im Jahre 1801 die ersten Quecksilberlampen hergestellt wurden (1906), die es ermöglichten, die Wirkung dieser zuletzt entdeckten sog. chemischen Strahlen des Sonnenspektrums in größerem Umfang experimentell zu untersuchen. Im Laufe des 19. Jahrhunderts, also im gleichen Zeitraum, begann sich das wissenschaftliche Interesse der Alpenflora und den klimatischen Besonderheiten ihres Lebensraumes zuzuwenden; als einige Beispiele aus der reichen Literatur, die damals entstand, seien die Arbeiten von KERNER v. MARILAUN (1863), von CHRIST (1865) und von BONNIER (1895) genannt.

Am Beginn des 20. Jahrhunderts, also zur selben Zeit, als die technische Entwicklung der Quecksilberlampen begann, setzte auch die klimatologische Erforschung der Alpen ein; DORNO (1922), der Begründer des Physikalisch-Meteorologischen Observatoriums in Davos, gab durch seine umfassenden Studien des Strahlungsklimas den Anstoß zu bioklimatischen Untersuchungen auf der ganzen Erde. Damals wurde der gegenüber der Tieflandbestrahlung vermehrte ultraviolette Anteil der Sonnenstrahlung im Hochgebirge bekannt, man begann die Hoch-

* Ich möchte an dieser Stelle dem Leiter des Physikalisch-Meteorologischen Observatoriums Davos Herrn Dr. MÖRIKOFER, und seinen Mitarbeitern Dr. COURVOISIER und Dr. WIERZEJEWSKI für die verständnisvolle Förderung, die sie meiner Arbeit angedeihen ließen, und für ihre Beratung in physikalischen Fragen herzlich danken. Ebenso gilt mein Dank Herrn Professor GESSNER und Herrn Professor v. DENFFER für alle Anregungen, die sie mir zur Durchführung der Untersuchungen gegeben haben. Herrn Professor RENNER aber bin ich zu besonderem Dank verpflichtet für die fördernde Anteilnahme, mit der er sich der vorgelegten Arbeit angenommen hat.

gebirgsstrahlung für medizinische Zwecke auszunützen und bezeichnete dementsprechend die Ultraviolettlampen als künstliche Höhensonnen (BACH 1920).

Mit diesen künstlichen Höhensonnen hatten inzwischen auch die Botaniker zahlreiche Untersuchungen gemacht, die in den allermeisten Fällen eine Wachstumshemmung der bestrahlten Pflanzen ergaben. Da nun auch die Hochgebirgspflanzen einen gedrungenen Wuchs zeigen, ist es nicht verwunderlich, daß man diesem neuentdeckten Faktor des Höhenklimas den Haupteinfluß auf die Gestaltung der alpinen Pflanzenwelt zusprach. So wurden die großen Veränderungen, die BONNIER bei im Hochgebirge kultivierten Teilen von Tieflandpflanzen erhielt und die er uns in seiner Arbeit in ausgezeichneten Abbildungen vorführt, immer mehr als eine Wirkung der ultravioletten Strahlung gedeutet, während der Verfasser selber als Ursache der Unterschiede eine gemeinsame Einwirkung von vermehrter Strahlung, tieferer Temperatur und geringerer Luftfeuchtigkeit annimmt. In der nun folgenden Zeit werden die Ergebnisse der Untersuchungen mit der Quecksilberlampe und das Verhalten der Pflanzen im Hochgebirge immer häufiger zueinander in Beziehung gesetzt. In einer kurzen Notiz mit dem Titel: „Ist man berechtigt, die mit dem ultravioletten Licht der Heraeuslampe erzielten photochemischen Ergebnisse auf die bei der Pflanze im Sonnenlicht vor sich gehenden Prozesse ohne weiteres zu übertragen?“ wendet sich bereits 1913 der holländische Ingenieur KLUYVER gegen eine solche Verallgemeinerung.

Untersuchungen mit dem Ultraviolett der Sonne waren eng an die Entwicklung von ultraviolettdurchlässigen Gläsern gebunden. Einer der ersten, der botanische Versuche mit solchen Gläsern, an deren Herstellung er sich selber beteiligte, unternahm, war der Dresdner Augenarzt SCHANZ in den Jahren 1918—1920 (1920). Seine Entdeckungen fanden damals lebhaftes Interesse und waren der Anstoß zu einigen weiteren Arbeiten mit verschieden durchlässigen Gläsern. Noch mußten aber die Gläser für diese Untersuchungen extra angefertigt werden, wie z. B. die Verglasung der Gewächshäuser des Boyce-Thompson-Instituts in den USA, in denen POPP (1926) seine Untersuchungen vornahm. Erst als um die Jahre 1928—1930 die Industrie ultraviolettdurchlässige Gläser zu einem erschwinglichen Preise herstellte, setzte, und zwar in allererster Linie von gärtnerisch praktischer Seite aus, eine große Zahl von Untersuchungen ein, die es sich fast immer zur Aufgabe machten, die praktische Verwendbarkeit dieser Gläser festzustellen. Da keine eindeutigen Ergebnisse zu erzielen waren, die wirtschaftlich eine Verwendung dieser teuren Gläser gerechtfertigt hätten, schwand das Interesse an diesen Fragen bald wieder. Arbeiten mit praktischer Fragestellung finden sich vor allem im Literaturverzeichnis bei Voss (1936), eine ausführliche

Besprechung der bis 1928 erschienenen Literatur bringen JACOBI (1928) und ELTINGE (1928), wobei letztere vor allem die amerikanischen und englischen Autoren berücksichtigt.

In der folgenden Zeit nach 1930 tauchen immer wieder Arbeiten über die Einwirkung des Ultraviolett auf die höheren Pflanzen auf, sie stehen aber meist in keiner direkten Beziehung zueinander. METZNER (1930) klärt das optische Verhalten verschiedener pflanzlicher Gewebe im ultravioletten Licht, GILLES (1939) veröffentlicht einen Auszug einer Arbeit, die sich durch umfassende Fragestellung und saubere Versuchstechnik auszeichnet, schließlich befassen sich die Arbeiten von PIRSCHLE u. F. v. WETTSTEIN (1940, 1941), zum Teil angeregt durch die Untersuchungen ARTHURS u. HARVILLS im Boyce-Thompson-Institut (1937), mit der Wirkung einer zusätzlichen Bestrahlung mit Quecksilberlampen in den Klimakammern des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie.

Zu den eigenen Untersuchungen, die ich im Sommer 1950 begann, wurde ich vor allem durch das Studium bioklimatischer Arbeiten angeregt, in denen immer wieder die vermehrte ultraviolette Sonneneinstrahlung als einer der Hauptfaktoren des Höhenklimas bezeichnet wurde, ohne daß auch hier Versuche vorlagen, in denen unter möglichster Gleichhaltung aller übrigen Klimafaktoren die Wirkung einer variierten Ultraviolettmenge untersucht worden wäre. — Die Beobachtungen v. DENFFERS (1950) über die Unterschiede im Aufblühtermin und in der Zahl der vor der Blüte angelegten Blätter und eigene Beobachtungen über die Verschiebung des Aufblühtermins bei verschieden hohen Ultraviolettdosen, die ich in einem Vorversuch im Jahre 1949 machte, bestimmten die engere Fragestellung. Die Experimente v. DENFFERS (1951), in denen er verschiedene Arten mit verschieden hohen Dosen von Lampenultraviolett bestrahlte, bilden zu den eigenen Untersuchungen eine wertvolle Ergänzung; sie werden im nächsten Kapitel besprochen.

II. Wirkt die Ultraviolettstrahlung fördernd oder hemmend?

Zum Verständnis der folgenden Ausführungen möchte ich hier, obwohl diese Fragen ausführlich im nächsten Kapitel behandelt werden, kurz die gebräuchliche Einteilung der ultravioletten Strahlung angeben. Das Gebiet der ultravioletten Strahlung umfaßt die Wellenlängen, die kürzer als 400 mμ sind. Der Bereich von 400—315 mμ gehört zum langwelligen, der von 315—280 mμ zum mittelwelligen und die unterhalb 280 mμ liegenden Wellenlängen zum kurzwelligen Ultraviolett.

Die heute übliche Meinung, daß das Ultraviolett schädigend auf die Pflanzen wirke und daß der alpine Habitus der Pflanzen in erster Linie auf der starken Ultravioletteinstrahlung im Hochgebirge beruhe, stützt sich in nur geringem Maße auf eindeutige Untersuchungsergebnisse.

Scheiden wir diejenigen Arbeiten aus unseren Betrachtungen aus, die entweder keine Trennung zwischen dem im Sonnenlichte noch vorhandenen mittelwelligen UV und dem nur in der Strahlung künstlicher

Lichtquellen auftretenden kurzwelligen UV vornahmen, oder die keine genauen Angaben über die verwendeten Intensitäten — und sei es auch nur in relativer Abstufung — geben, so scheiden wir damit zugleich eine große Anzahl der Arbeiten aus, die über schädigende Wirkungen berichten. Letztlich wirken ja so gut wie alle Faktoren, die die Pflanze zu ihrer gesunden Entwicklung benötigt, im Übermaß geboten schädigend. Zudem ist es ohnehin unwahrscheinlich, daß die Pflanzen an Einflüsse, die, wie die kurzwelligen Ultraviolettstrahlen, unter natürlichen Bedingungen niemals vorkommen, angepaßt sind. Deshalb sollen uns hier weder die Wirkungen des kurzwelligen UV der Quarzlampe, noch diejenigen unnatürlich hoher Dosen beschäftigen, so interessant diese Fragen für den Hygieniker, den Bakteriologen, für das Studium einzelner Lebensvorgänge oder zur Klärung technischer Probleme sein mögen. Wir fragen nach der Wirkung der ultravioletten Strahlung der Sonne, oder aber einer solchen künstlichen UV-Strahlung, die qualitativ und quantitativ etwa dem von der Sonne auf die Erde gelangenden Ultraviolett entspricht.

Betrachten wir die verbleibenden Arbeiten, die sich mit dem Einfluß des Ultraviolett auf die höheren Pflanzen beschäftigen, so finden wir eine bemerkenswerte, allen diesen Arbeiten gemeinsame Eigenschaft: Keine berichtet über Hemmungen oder über Förderungen allein, sondern bei allen treten Förderung und Hemmung nebeneinander auf, allerdings überwiegt teils die eine, teils die andere Reaktionsweise. Der Begriff Hemmung soll für diese Betrachtungen so definiert werden, daß er sich nicht auf einzelne Merkmale wie Stengellänge usw. bezieht, sondern ein Abweichen von dem gesunden, kräftigen Normaltyp bedeutet, wobei die Erscheinungen im einzelnen außerordentlich komplex sind.

SCHANZ (1920), der als erster mit Sonnenultraviolett arbeitete, erregte seinerzeit schon allein dadurch Aufsehen, daß er zeigen konnte, daß es tatsächlich der ultraviolette Anteil des Sonnenlichtes war, der für die Unterschiede seiner in der Umgebung Dresdens durchgeführten Untersuchungen verantwortlich war. Und zwar waren die Unterschiede zwischen Versuchspflanzen, die der gesamten Sonnenstrahlung ausgesetzt waren und denen, die keine ultraviolette Strahlung erhielten, an dem höher gelegenen Versuchsort (760 m über Meeresspiegel) größer als an dem tiefer gelegenen (250 m über Meeresspiegel). Sehen wir uns seine Pflanzen näher an, so finden wir zwar bei allen, die mit Ultraviolett bestrahlt wurden, eine Verkürzung der Stengel, entsprechend ihrem übrigen Aussehen aber können wir sie zwei Gruppen zuteilen. Edelweiß, Roggen, Hafer und Gerste bilden ohne Ultraviolett schmälere Blätter, dünnere, nicht standfeste Halme bzw. Stengel. *Pelargonium* dagegen bildet ohne Ultraviolett weitaus kräftigere Pflanzen mit dickerem Stengel, größeren Blättern und großen vollen Blüten.

Ebenso wie SCHANZ arbeitete POPP (1926) mit dem Ultraviolett des Tieflandes (etwa 200 m über Meeresspiegel). Er dürfte aber noch geringere Ultraviolettmengen zur Verfügung gehabt haben, da er erst im Laufe des August aussäte. Er zieht seine Pflanzen in einem Gewächshaus mit verschieden verglasten Abteilungen. Ein entscheidender Mangel seiner Versuche besteht in der Schwankung der Gesamtlichtintensität; sie beträgt in der Abteilung mit mittelwelligem UV nur die Hälfte der Abteilung mit langwelligem UV. Den eben geschilderten Voraussetzungen nach sind die Unterschiede, die POPP erhält, nur sehr gering; aber auch hier reagieren die einzelnen Pflanzen nicht gleichsinnig. Einige blühen mit UV schneller, andere ohne UV, einige erreichen mit UV ein größeres Frisch- oder Trockengewicht, andere ohne, und einige Pflanzen werden mit UV sogar ein klein wenig länger als ohne UV, obwohl die Unterschiede hier klein und bei der oft geringen Versuchspflanzenzahl wohl nicht immer gesichert sind.

Eine in ihren Voraussetzungen gut durchdachte Arbeit ist die von JACOBI (1928). JACOBI arbeitet mit Sonnenultraviolett und mit Lampenultraviolett der Wellenlänge 300—400 mμ. Von Interesse sind vor allem seine Versuche mit Samen und Keimlingen, die er in verschiedenen Entwicklungsstadien (bis zum Hervortreten des Sprosses am Keimling) und mit verschiedenen Dosen von Ultraviolett bestrahlt. Er kommt zu dem Ergebnis, daß nicht nur das Bestrahlungsoptimum der einzelnen Arten verschieden hoch ist, sondern daß auch innerhalb der Entwicklung der Keimlinge Zeiten erhöhter Ultraviolettsensibilität bestehen. Dieses Resultat läßt sich in dem Sinne deuten, daß die Keimlinge bis zu einer gewissen Dosis gefördert, bei einer noch höheren Dosis aber gehemmt werden.

Während die eben erwähnten Ergebnisse JACOBIS durch Bestrahlung mit einer Quecksilberlampe gewonnen wurden, die nur Strahlung im Bereich von 300—400 mμ aussandte, unterteilte ELTINGE das Spektrum der von ihr verwendeten Quarzlampen mit Hilfe von Filtern. Die Bestrahlungsdauer beträgt bei ihr zwischen $^1/_2$ und 20 min je Tag, die Intensitäten sind gering. Als Vergleich gibt ELTINGE an, daß eine Chlorophyllösung im Sonnenlicht etwa 10mal so schnell zerstört wird als bei Bestrahlung mit ihrer Lampe. ELTINGE variiert zudem die Intensität, indem sie aus verschiedener Entfernung von 2,50 m und 1,25 m bestrahlt (wobei die Intensität mit dem Quadrat der Entfernung abnimmt). Alle Pflanzen werden unter einheitlichen Gewächshausbedingungen kultiviert. Auch bei ELTINGE zeigen die Pflanzen verschiedenes Verhalten. So werden z. B. verschiedene Rassen von *Coleus blumei* bei Bestrahlung mit mittelwelligem Ultraviolett gefördert, *Raphanus sativus* dagegen gehemmt. ELTINGE belegt ihre Ergebnisse mit ausführlichen Zahlentabellen. Ich habe die Einzelwerte für die Länge, den Blatt-

zuwachs und den Stengeldurchmesser der wichtigsten Versuchspflanzen ELTINGES in Prozente umgerechnet, indem ich die nichtbestrahlten Kontrollen gleich 100% setzte, und dann die so gewonnenen Verhältniszahlen jedes Merkmales aller dieser Pflanzen gemittelt. Das Ergebnis findet sich in der Abb. 1. Aus ihr läßt sich entnehmen, daß nur das kurzwellige Ultraviolett einen hemmenden Einfluß hat, während das mittelwellige und das langwellige UV je nach der Dosis verschieden stark fördernd wirken. Wenn man das kurzwellige UV in minimaler Dosis anwendet, ergibt sich auch bei ihm eine fördernde Wirkung. Daß auch mittelwelliges Ultraviolett in größeren Mengen, als sie ELTINGE in ihren Versuchen verwendet hat, hemmend wirken wird, kann man sich bei Betrachtung der Kurve leicht vorstellen.

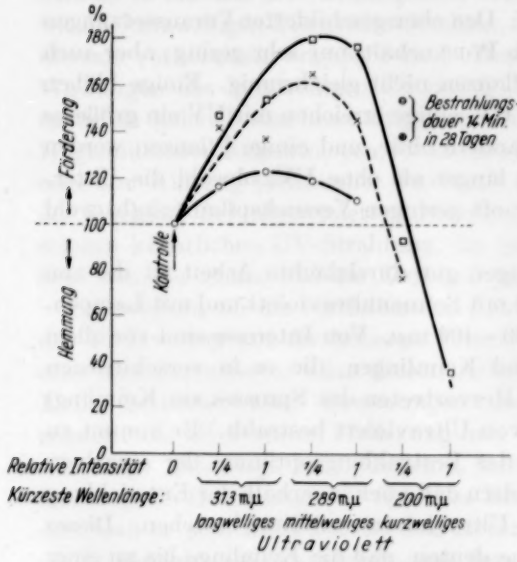

Abb. 1. Ergebnisse der Arbeit von ELTINGE, gezeichnet nach Berechnung der Mittelwerte der Relativzahlen. Bestrahlungsdauer jeder Gruppe 300 min in 50 Tagen mit Ausnahme von ⊖ und ⊕.
□ Blattzahlzuwachs; × Zuwachs der Stengellänge;
○ Stengeldurchmesser;
⊖ Blattzahl } Zuwachs bei 3 Rassen
⊕ Länge } von *Coleus blumei*.

Förderungen und Hemmungen derselben Größenordnung wie ELTINGE erhielten auch REINHOLD u. SCHULZ (1929). Als Versuchspflanzen verwendeten sie verschiedene Gartengemüse, und zwar erbreine Sorten in einer ausreichenden Zahl von Einzelpflanzen, so daß ihre Ergebnisse zum größten Teil gut gesichert sind. Die Anzucht der Pflanzen erfolgt in Frühbeeten, die in der Temperatur vollständig übereinstimmen und mit verschieden verglasten Fenstern gedeckt sind. Einige Pflanzen, wie Spinat, Karotten und Tomaten zeigen keine gesicherten Unterschiede, Melonen sind unter Uviolglas etwas gehemmt, während Salat unter Uviolglas um 27% höhere Erträge als unter Fensterglas liefert; bei Kohlpflänzlingen beträgt die Förderung unter Uviolglas 13% und bei Buschbohnen (Sorte Saxa) etwa 40% für Kraut und Hülsen zusammen. Für die Buschbohnen geben die Verfasser getrennte Zahlen nach den Ernteterminen: bei der ersten Ernte am 10. 7. beträgt der Mehrertrag der unter Uviolglas gewachsenen Pflanzen an grünen Bohnen 35%, bei der zweiten Ernte am 17. 7. 45%, und bei der dritten Ernte am

21. 7. ist keine Förderung mehr vorhanden. Erwähnenswert scheint mir ferner, daß Radieschen der Sorte Saxa, die im warmen Kasten gezogen wurden, unter Uviolglas eine Förderung von 10% aufweisen, während dieselbe Sorte 2 Wochen später ausgesät und im kalten Kasten gezogen, unter Uviolglas eine 12%ige Hemmung zeigt. Bei der gewissenhaften Versuchsanstellung von REINHOLD und SCHULZ sollte man diese Unterschiede nicht als Zufallsergebnis auffassen, sondern nach den Ursachen dieses verschiedenen Verhaltens forschen.

Über ähnliche Erfahrungen berichtet METZNER (1930) in einer Fußnote, wo er bemerkt, daß sich nicht alle Pflanzen gleich verhalten und daß jahreszeitliche Unterschiede vorhanden sind. So beobachtete er, daß Salat im Frühjahr unter ultraviolettdurchlässigem Glas im Vergleich zu normalem Gartenglas höhere Erträge gab, während es im Sommer und Herbst eher umgekehrt war.

Die meisten bisher besprochenen Ergebnisse werden bestätigt und ergänzt durch die umfassende Arbeit von GILLES (1939). Seine ursprünglich fast 300 Seiten umfassende Arbeit hat er nur in einem Auszug veröffentlicht. Schon allein die technischen Überlegungen über die Intensität der Lampen, die Meßmethoden usw. sind es wert, daß sie genau studiert werden. In der Originalarbeit referiert GILLES 278 Arbeiten, die er alle kritisiert, da keiner der Autoren wirklich quantitative Angaben macht. GILLES selber arbeitet mit Ultraviolett von Lampen, deren Intensität er mit derjenigen des Sonnenultraviolett verglichen hat. Seine Pflanzenzahlen sind ausreichend, die Kulturbedingungen gleichmäßig. Seine Ergebnisse sind kurz folgende: Strahlung, die kleinere Wellenlängen als 290 mμ umfaßt, wirkt auf Keimlinge und Pflanzen schädigend. Zu den fördernden Wellenlängen gehört nur der Bereich von 290—310 mμ, die Wellenlängen von 310—400 mμ haben sich in allen Fällen als unwirksam erwiesen. Intensität und Dauer der Bestrahlung sind in gewissen Grenzen zwei miteinander austauschbare Faktoren. Die hemmende, bzw. fördernde Wirkung ist abhängig von der verwendeten Bestrahlungsdosis und dem Entwicklungsstadium der Pflanzen. Leider läßt die Zusammenfassung, die GILLES über die Fülle der Einzeltatsachen in seiner Arbeit gibt, einige wesentliche Resultate nur schwer erkennen.

Die Arbeiten von PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN (1940, 1941) berichten fast ausschließlich von Schädigungen durch Ultraviolett. Ihr Hauptwert liegt in der Erkenntnis, daß die alpinen Pflanzen im allgemeinen offenbar besser gegen die Wirkung kurzwelliger Strahlen geschützt sind als die Tiefandpflanzen. PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN kommen zu dem Schluß, daß das mittelwellige Ultraviolett hemmend auf das Wachstum der Pflanzen wirkt, das langwellige dagegen keinen großen Einfluß hat. Betrachtet man aber die Ausführungen über die Lichtquellen genauer,

so sieht man, daß das, was die beiden Autoren „mittelwelliges UV" nennen, praktisch bis zu der Wellenlänge 265 mμ und das, was sie als „langwelliges UV" bezeichnen, bis 289 mμ herabreicht (s. Abb. 4 und die Ausführungen im nächsten Kapitel). Praktisch ist also ihr mittelwelliges UV als kurzwellig zu bezeichnen, ihr langwelliges dagegen als mittelwellig. Auf keinen Fall kann man das von PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN so genannte mittelwellige UV, wie sie es tun, dem Hochgebirgs-UV gleichsetzen. Die Bestrahlungen der 14 Std täglich brennenden Lampen in einer Entfernung von 1 m ist in diesem kurz- und mittelwelligen Bereich offensichtlich zu hoch. Ich erinnere nur an die Angaben von ELTINGE, daß eine Bestrahlung mit kurzwelligem UV schädlich wirkt, wenn sie länger als $^1/_2$ min dauert. Dasselbe berichtet auch BEESKOW (1927).

Betrachten wir dagegen die Angaben über das Verhalten der Pflanzen, die mit UV bis zu 298 mμ bestrahlt wurden. PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN schreiben: „Die Unterschiede sind im allgemeinen gering. In einigen Fällen (*Impatiens*, *Pisum*, *Triticum*, *Linum*, *Xanthium*, *Coleus*) ist das Gewicht je Pflanze bei Nitralicht allein höher, in anderen Fällen (*Solanum*, *Nicotiana*, *Phaseolus*, *Zea*, *Mirabilis*, *Silene*) ist es mit zusätzlichem UV höher. Auch das Längenwachstum gibt keinen entscheidenden Anhaltspunkt. Dort, wo größere Unterschiede im Sinne eines stärkeren Längenwachstums im Nitralicht allein vorhanden sind (*Triticum*, *Linum*, *Xanthium*, *Epilobium*), beruhen sie wohl auf einer gewissen Vergeilung infolge UV-Mangel, in anderen Fällen (*Solanum*, *Nicotiana*, *Phaseolus*, *Coleus*, *Silene inflata*) wuchsen aber die Pflanzen mit zusätzlichem UV stärker in die Länge ..... Die Blütenbildung erschien in der Kammer mit UV bei *Impatiens* um einige Tage beschleunigt, bei *Linum* verzögert, in anderen Fällen (*Hyoscyamus Epilobium*) war kein Unterschied festzustellen, ebensowenig in der Blütenfarbe." — Da in der ersten Arbeit von PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN kein entscheidender Einfluß des UV bis 289 mμ festgestellt werden konnte, verdoppelt PIRSCHLE in seiner zweiten Untersuchung die Intensität durch die Verwendung zweier statt einer Lampe und erhält nunmehr nur noch Pflanzen, die bei UV-Bestrahlung kürzere Stengel als unter Nitralicht allein aufweisen; seine Unterschiede betragen 30—20% und weniger. Der Vergleich beider Arbeiten läßt uns auch hier wieder die Bedeutung der Dosis erkennen. Bei geringen Intensitäten treten Hemmung und Förderung nebeneinander auf, bei größerer Intensität finden sich nur noch Hemmungen.

ARTHUR u. HARVILL im Boyce-Thompson-Institut (1937) arbeiten unter ähnlichen Bedingungen wie PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN. Sie berichten über fördernde Einflüsse der UV-Bestrahlung. Da sie aber weder die Intensität der Lichtquelle noch die Entfernung zwischen Lampe und Pflanze angeben, lassen sich ihre Ergebnisse nicht vergleichen.

Zum Schluß dieser Betrachtungen über die hemmenden oder fördernden Einflüsse des Ultraviolett will ich auf die Ergebnisse eines Experimentes von v. DENFFER u. SCHLITT (1951) hinweisen, die eine große Zahl verschiedener Arten aus etwa 1 m Entfernung mit einer Quarzlampe entweder 2 oder 4 oder 10 min täglich bestrahlten. In den 2jährigen Versuchen zeigten viele Pflanzen überhaupt keine Reaktion, andere eine Verzögerung des Aufblühtermins und wieder andere, wie *Statice bonduelli* und *Linum* eine klare Blühförderung, die im günstigsten Fall bei *Linum* 17 Tage betrug (Aufblühtermin unbestrahlt 79. Tag, bestrahlt 62. Tag). *Linum* zeigte die größte Förderung bei täglich 2 min, *Statice* bei täglich 4 min Bestrahlung. Täglich 10 min Bestrahlung wirkte bei fast allen Arten entwicklungsverzögernd. Auch hier sehen wir also wieder dieselben Erscheinungen: geringe Dosis kann Förderung bedeuten, starke Dosis bedeutet Hemmung, die einzelnenArten reagieren unterschiedlich. Diesmal wurde die Reaktion nicht, wie bisher meistens, an morphologischen Änderungen, sondern an der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen festgestellt. v. DENFFER selber führt die Unterschiede auf die verschiedene Dosierung zurück.

SCHRATZ (1931) sagt in seinem zusammenfassenden Referat über den Einfluß künstlicher Beleuchtung: „Vor allem haben die kurzwelligen Strahlen eine Bedeutung für die Formgestaltung der Pflanzen, so daß ihr Fehlen bei manchen Arten ... eine allgemeine Etiolierung durch Verlängerung und Verdünnung der Sproßachsen und Blätter, schwächere Verzweigung usw. hervorruft." Da, wo über eine Hemmung beim Fehlen von Ultraviolett berichtet wird, trifft diese Beschreibung auch auf die meisten der hier geschilderten Fälle zu. Die Hemmungen, die durch Bestrahlung mit Ultraviolett hervorgerufen werden, zeigen sich dagegen in einer allgemeinen Stauchung der Pflanzen und in einer Verzögerung ihrer Entwicklung.

III. Der Unterschied zwischen dem natürlichen Ultraviolett der Sonnenstrahlung und dem der Quecksilberlampe.

Im vorhergehenden Abschnitt wurde schon langwelliges (400—315 mμ), mittelwelliges (315—280 mμ) und kurzwelliges UV (unterhalb 280 mμ) unterschieden, wobei die Einteilung auf praktischen Überlegungen beruht. Ebenso war schon des öfteren von Sonnen- und Lampenultraviolett die Rede und es wurde auf ihre Verschiedenheit aufmerksam gemacht. Zum Vergleich von Arbeiten, bei denen die eine oder die andere Strahlenquelle verwendet wurde, und auch für die Disposition neuer Untersuchungen ist die Kenntnis dieser Unterschiede außerordentlich wichtig. Sie sollen deshalb hier etwas näher besprochen werden, wobei ich mich beim Beispiel der künstlichen Strahlenquelle auf die heute fast

ausschließlich benutzte Quecksilberlampe beschränke. Eine ausführliche Darstellung der Fragen findet sich bei MEYER u. SEITZ (1949).

Bekanntlich sendet die Sonne ein kontinuierliches Spektrum aus, während das Spektrum der Quecksilberlampe aus einzelnen Linien besteht. Die Intensität der Sonnenstrahlung nimmt gegen kürzere Wellenlängen immer mehr ab. Bei etwa 290 mμ hört das Sonnenspektrum auf, da die kürzeren Wellenlängen von der hohen Ozonschicht der Atmosphäre absorbiert werden und nicht mehr auf die Erdoberfläche gelangen. Die Strahlung einer ungefilterten Quecksilberlampe reicht dagegen bis etwa 230 mμ. Dieser Unterschied der spektralen Emission der beiden Ultravioletquellen ist aus der Abb. 2 ersichtlich. In ihr ist nach MEYER u. SEITZ (1949) für das Sonnen-UV ein mittlerer Wert der Bestrahlungsstärke in μW/cm²/mμ für 1500 m über Meeresspiegel bei einer Sonnenhöhe von 40—50° zusätzlich des in der diffusen Himmelsstrahlung enthaltenen UV zugrunde gelegt. Als Beispiel einer ungefilterten Quecksilberlampe (mit Quarzkolben) diente das UV-Normal, eine in ihre spektralen Emission besonders gut bekannte Standardlampe der Firma Osram GmbH.; die Bestrahlungsstärke, in μW/cm² gilt für 1 m Abstand von der Lampe. Wir sehen also daß in dem Spektrum der Lampe Wellenlängen vorkommen, die in der Sonnenstrahlung nicht mehr vorhanden sind, andere dagegen, die im kontinuierlichen Spektrum der Sonne vorhanden sind, im Linienspektrum der Lampe fehlen. So besteht die Strahlung der Lampe im mittelwelligen Bereich des Sonnenultraviolett von 290—315 mμ nur aus 5 Linien. Ebenso wird deutlich, daß die Intensität der Wellenlängen bei beiden Strahlenquellen ganz verschieden ist. Eine Angleichung des Lampenultraviolett an das der Sonne mit Hilfe von Höchstdrucklampen und Filtern würde einen unerschwinglich hohen Aufwand erfordern und scheidet deshalb aus den praktischen Versuchsmöglichkeiten aus.

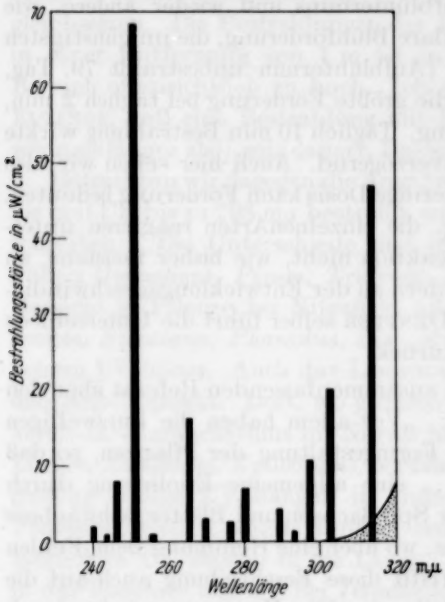

Abb. 2. Vergleich der Sonnenstrahlung mit der Strahlung des UV-Normal (Hg-Höchstdrucklampe). Sonnenstrahlung in μW/cm²/mμ, 1500 m überMeeresspiegel für 40—45° Sonnenhöhe, Sonnen- und Himmelsstrahlung. Lampenstrahlung in μW/cm² in 1m Abstand von der Lichtquelle.

Eine bestimmte Wellenlänge läßt sich aber nicht durch eine andere ersetzen, sondern jeder einzelnen kommt sozusagen individuelle Bedeutung zu. Dies wird durch die Abb. 3 erläutert, die ein Diagramm der Erythemschwellenempfindlichkeit, eines gut auf die Wirksamkeit einzelner Wellenlängen untersuchten biologischen Vorgangs, bietet. Der Erythemschwellenwert gibt die zur Erreichung eines bestimmten Grades der Hautrötung beim Menschen erforderlichen Strahlungsenergie an. Die Abb. 3 zeigt, daß das Licht der Wellenlänge 297 mμ z. B. 100%ig wirksam ist, das der Wellenlänge 303 mμ dagegen nur zu etwa 60% und daß die Wellenlänge 334 mμ überhaupt keine Wirkung hat. Auch andere biologische Vorgänge sprechen auf die einzelnen Wellenlängen verschieden an, wie die Abtötung der Bakterien (Bünning 1948a) zeigt, und es liegt nahe, auch für die höheren Pflanzen eine verschiedene Reaktion auf einzelne Wellenlängen anzunehmen. Jedenfalls muß man diese Möglichkeit in Betracht ziehen.

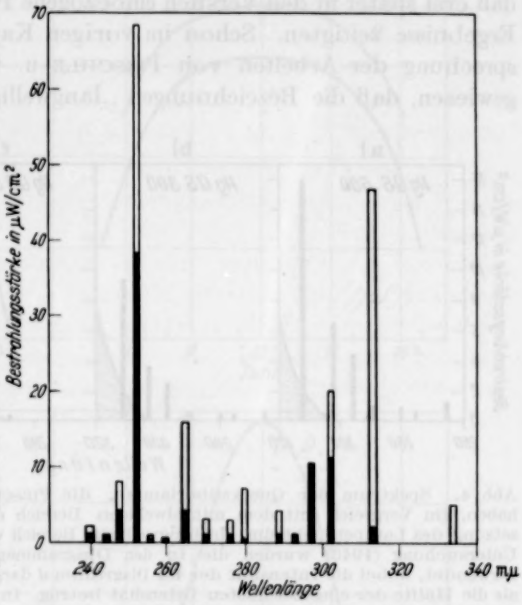

Abb. 3. Spektrale Verteilung der Bestrahlungsstärke (Gesamthöhe der Balken) und Erythemwirkung (ausgefüllter Teil) für die Linien des UV-Normals (Meyer u. Seitz 1949).

Auf Grund der eben vorgetragenen Überlegungen wird bei Bestrahlung von Pflanzen nur in den seltensten Fällen eine ungefilterte Quarzlampe benützt, dagegen versucht man das Lampenultraviolett mit Hilfe von Filtern dem UV der Sonne anzupassen. Als Filter werden Kolben aus verschieden gefärbtem Glas mit verschiedener Durchlässigkeit verwendet. Da nun aber trotz den einheitlichen Typenbezeichnungen der Lampen die Intensität von Einzellampe zu Einzellampe schwankt und zudem die Lampen während des Gebrauches, und zwar besonders am Anfang ihrer Benutzung, einen merklichen Energieabfall zeigen, will ich mich auf einen ganz bestimmten Fall, nämlich auf die von Pirschle u. v. Wettstein benutzte Lampeneinrichtung beziehen. Die beiden Autoren geben den relativen Energieanteil der einzelnen Spektralbereiche an, bezogen auf das UV-Normal. Für die Angaben, die mir eine Umrechnung dieser Zahlen in absolute Werte erlaubten, bin ich Herrn

Dipl.-Ing. SUMMERER von den Osramwerken, der seinerzeit die Klimakammern einrichtete, zu Dank verbunden. Diese Berechnung gibt keine restlos genauen Zahlen, sie genügen aber für unsere Zwecke. In der Abb. 4 bringe ich die Spektren dieser Lampen in der Intensität, die sie am Anfang der Versuche hatten, während sie am Ende um etwa 50% geringer war. Bezeichnenderweise berichten PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN, daß erst später in den Versuch einbezogene Pflanzen etwas abweichende Ergebnisse zeitigten. Schon im vorigen Kapitel habe ich bei der Besprechung der Arbeiten von PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN darauf hingewiesen, daß die Bezeichnungen „langwellig" und „mittelwellig" von

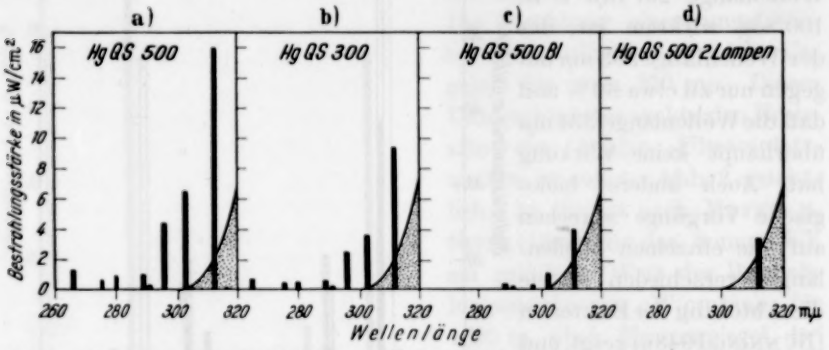

Abb. 4. Spektrum der Quecksilberlampen, die PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN verwendet haben, im Vergleich mit dem mittelwelligen Bereich des Sonnenultraviolett (die Fortsetzung des Lampenspektrums im langwelligen Bereich wurde fortgelassen). In der ersten Untersuchung (1940) wurden die in den Diagrammen *a* und *d* dargestellten Lampen verwendet, wobei die Intensität der im Diagramm *d* dargestellten Lampe nur etwas mehr als die Hälfte der eingezeichneten Intensität betrug. In der zweiten Untersuchung (1941) kamen die in den Diagrammen *b*—*d* dargestellten Lampen zur Verwendung.

den beiden Autoren nicht richtig angewendet wurden. Aus der Abb. 4 geht dies eindeutig hervor. Ebenso läßt sie erkennen, was für Intensitätsunterschiede zwischen den einzelnen Wellenlängen im Sonnenspektrum und im Lampenspektrum bestehen. In meinen eigenen Untersuchungen werde ich zeigen, daß schon der im Verhältnis hierzu geringe Unterschied zwischen 65% und 22% des Hochgebirgsultravioletts in manchen Fällen genau entgegengesetzte Wirkungen hervorbringt. Der aus der Abb. 4 ersichtliche Unterschied vergrößert sich in Wirklichkeit noch, da die Sonnenintensität, wie sie in der Abb. 4 dargestellt wurde, nur in den Tagesstunden mit hohem Sonnenstand vorhanden ist und zudem nur an sonnigen Tagen, während die Lampen gleichmäßig 14 Std am Tage brannten.

Wir sehen also, daß es neben dem grundsätzlichen Unterschied in der spektralen Beschaffenheit der beiden Ultraviolettlichtquellen Sonne und Quecksilberlampe noch einen weiteren Faktor gibt, der einen Vergleich stark erschwert. Das natürliche Ultraviolett hat einen

ausgeprägten Tagesgang, der viel größer ist als z. B. der der sichtbaren Strahlung (s. Abb. 5), und der nicht nur die Intensität betrifft, sondern ebenso die Qualität. Je höher die Sonne steht, d. h. je kleiner die Luftmasse ist, die ihre Strahlen durchdringen müssen, desto kürzere

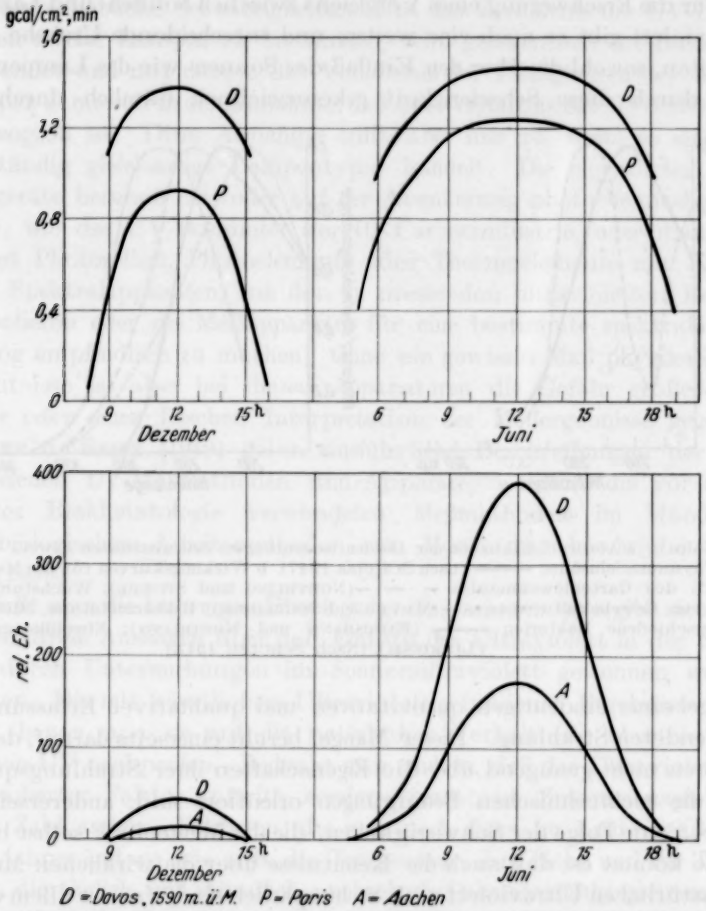

Abb. 5. Oben: Tagesgang der Sonnenstrahlungsintensität. Unten: Tagesgang der ultravioletten Sonnenstrahlung in relativen Davoser Einheiten, gemessen mit Cadmiumzellen, die mit der Davoser Standardzelle verglichen waren (nach MÖRIKOFER 1947).

Wellenlängen gelangen bis zur Erdoberfläche. Infolgedessen hat eine kürzere Wellenlänge auch eine kürzere Einstrahlungszeit.

Bedenken wir außerdem, daß die Absorptionskurven von Eiweiß und Nucleinsäuren und ebenfalls die Wirkungskurven vieler biologischer Vorgänge an der Grenze vom mittelwelligen zum kurzwelligen Ultraviolett steil ansteigen, so nimmt es nicht mehr wunder, daß selbst geringe

Bestrahlungsstärken von kurzen Wellenlängen, die die Sonne gar nicht oder oberhalb von 287 mμ nur in ganz geringer Intensität einstrahlt, wenn sie im Lampen-UV geboten werden, große Wirkungen haben müssen. Als Beispiel dienen die Abb. 6a und b.

Für die Erschwerung eines Vergleichs zwischen Sonnen- und Lampenultraviolett gibt es noch eine weitere und entscheidende Ursache. Alle Arbeiten, sowohl die über den Einfluß des Sonnen- wie des Lampen-UV, sind durch diese Schwierigkeit gekennzeichnet, nämlich durch den

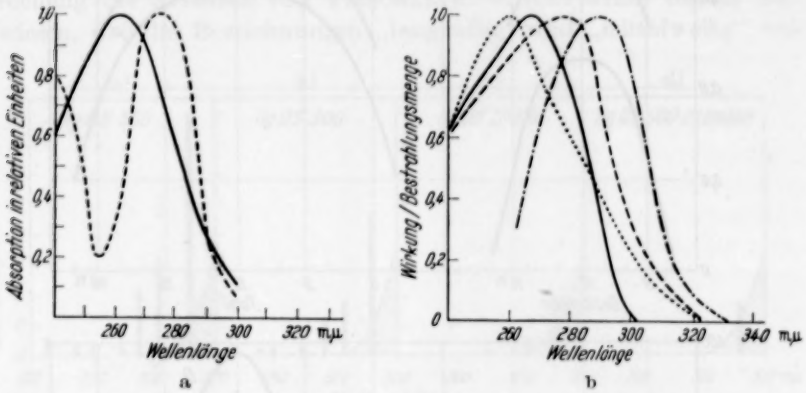

Abb. 6a u. b. a Absorptionskurven der beiden wesentlichen Zellsubstanzen Eiweiß — — — und Thymonucleinsäure ——— (nach SCHULZE 1947). b Wirkungskurven für die Mutation von 3% des Gartenlöwenmaules — · — · — (NOETHLING und STUBBE); Wachstumshemmung von Gewebekulturen — — — (MAYER und SCHREIBER); Bakterientötung, Mittelwert für verschiedene Bakterien ——— (EHRISMANN und NOETHLING); Eiweißkoagulation ····· (LUCKIESH). (Nach SCHULZE 1947.)

Mangel einer eindeutigen quantitativen und qualitativen Erfassung der verwendeten Strahlung. Dieser Mangel beruht einerseits darauf, daß die Autoren nicht genügend über die Eigenschaften ihrer Strahlungsquellen und die meßtechnischen Bedingungen orientiert sind, andererseits ist er aber eine Folge der Schwierigkeiten, die die Meßtechnik selbst bietet.

So kommt es, daß auch die Kenntnisse über die wirklichen Mengen des natürlichen Ultraviolett noch recht spärlich sind, was vor allem daran liegt, daß kontinuierliche Registrierungen nur vereinzelt und in nicht ohne weiteres vergleichbaren Einheiten angestellt wurden. Vor allem über das Verhältnis der diffusen Ultraviolettstrahlung des Himmels zur direkten Ultraviolettstrahlung der Sonne und auch über die Summen der gesamten von Sonne und Himmel einfallenden UV-Strahlung, liegen nur vereinzelte Untersuchungen vor. Zwar hat schon DORNO (1922) vor 30 Jahren längere Registrierreihen von UV veröffentlicht, und neuerdings hat COBLENTZ (1945) in den USA die UV-Strahlung während mehrerer Jahre registriert. Aber die Methoden sind schwer zu handhaben und zu interpretieren und ein einheitlicher Vergleichs-

maßstab fehlt noch, sodaß auch über die großen Unterschiede der UV-Strahlung zwischen Hochgebirge und Tiefland noch keine allgemeingültigen Aussagen gemacht werden können.

Die Messung der UV-Strahlung künstlicher Lichtquellen stößt ebenfalls auf erhebliche Schwierigkeiten. Um das Verhältnis der UV-Intensitäten zweier Lampen zu bestimmen, wird gelegentlich ein Luxmeter verwendet und mit diesem das Verhältnis der Helligkeiten der beiden Lampen gemessen in der Annahme, daß das Verhältnis der UV-Intensität ebensogroß sei. Diese Annahme trifft aber nur zu, wenn es sich um vollständig gleichartige Lampentypen handelt. Die eigentlichen UV-Meßgeräte beruhen entweder auf der Ausnützung photochemischer Effekte, wie das UV-Dosimeter der IG-Farbenindustrie, oder man verbindet Photozellen, Photoelemente oder Thermoelemente mit Filtern oder Spektralapparaten, um den zu messenden ultravioletten Bereich zu isolieren oder die Meßapparatur für eine bestimmte spektrale Verteilung empfindlich zu machen. Ohne ein gewisses Maß physikalischer Kenntnisse ist aber bei diesen Apparaturen die Gefahr großer Meßfehler oder einer falschen Interpretation der Meßergebnisse gegeben. Meyer u. Seitz (1949) geben ausführliche Beschreibungen der verschiedenen UV-Meßmethoden und Apparate, während die vor allem in der Bioklimatologie verwendeten Meßmethoden im Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden von Mörikofer beschrieben werden (1939).

Faßt man die bisherigen Überlegungen zusammen, so ergibt sich, daß einwandfreie Aussagen über den Einfluß des Ultraviolett in der Natur nur durch Untersuchungen im Sonnenultraviolett gewonnen werden können. Die mit künstlichem Ultraviolett gefundenen Ergebnisse sollte man, bevor man sie auf die natürlichen Verhältnisse überträgt, im Sonnen-UV nachprüfen. Bedenkt man zudem, daß das Ultraviolett nie als isolierter Faktor auftritt, sondern immer im Zusammenspiel mit einer Zahl anderer Faktoren, die sich noch dazu im Laufe des Tages und Jahres ändern, wie z. B. die Temperatur, ihre Höhe und ihr Tagesgang, die täglich und stündlich wechselnde Gesamtstrahlungsintensität, die wechselnde Tageslänge, die wechselnde Luftfeuchtigkeit und der Wind, so erscheint der Freilandversuch als die gegebene Form, um die Frage, welche Rolle das Ultraviolett in der Entwicklung der Pflanze am natürlichen Standort spielt, zu klären. Wie jeder Versuchsanstellung haften auch dem Freilandversuch Mängel an: so kann man den Wetterablauf nicht nach Belieben regeln und das eine Jahr läßt sich nicht unbedingt mit einem anderen vergleichen. Achtet man jedoch darauf, daß die übrigen Wachstumsbedingungen in den zu vergleichenden Parzellen gleich gehalten werden und daß man immer nur gleichzeitig ablaufende Voränge miteinander vergleicht, so wird der Freilandversuch

ebenso sichere Kenntnisse vermitteln wie andere zuverlässige Untersuchungsmethoden.

Diese Überlegungen sowie die Tatsache, daß eindeutige Aussagen über die Wirkungsweise eines Wachstumsfaktors nur gemacht werden können, wenn man seine Anwendung abstuft, waren maßgebend für die eigenen Untersuchungen.

B. Beschreibung der Untersuchungen.

1. Anordnung der Versuchsbeete, Klima und Bodenverhältnisse.

Die im folgenden geschilderten Untersuchungen wurden, nach einem Vorversuch im Jahre 1949, im Sommer 1950 in Davos-Platz, 1575 m über Meeresspiegel, im Garten neben dem Physikalisch-Meteorologischen Observatorium durchgeführt. Dazu wurden 3 Versuchsbeete angelegt, die sich nur in der durch geeignete Fenster abgestuften Dosierung des mittelwelligen Ultraviolett unterschieden, in den übrigen Klimadaten aber so gut wie völlig gleich waren.

Die jeweils 4 m² große Fensterfläche jedes Beetes befand sich 70 cm über dem Boden, gegen seitlich einfallende Strahlung waren die Beete durch Abschirmungen geschützt, die so angebracht waren, daß sie eine ausreichende Lüftung gewährleisteten. Zwischen den Beeten befanden sich keine Trennungen, so daß alle 3 Versuchsflächen einen einheitlichen Luftraum besaßen.

Die Fensterflächen bestanden bei dem Beet, das kein mittelwelliges UV (280 bis 320 mμ) erhielt, aus Fensterglas; dasjenige Beet, das die größte UV-Dosis bekam, hatte, da 1950 noch kein ultraviolettdurchlässiges Glas erhältlich war, eine Bedeckung aus Fliegengitter, und bei den Fenstern des 3. Beetes, welches eine mittlere UV-Dosis erhielt, wechselten 11 cm breite Fensterglasscheiben mit 5,5 cm breiten Fliegengitterstreifen, so daß die Ultraviolettdosis dieses Beetes 33% des mit Fliegengitter bedeckten Beetes betrug.

Angaben über die Durchlässigkeit der beiden Materialien finden sich in Tabelle 1, die Abhängigkeit der Durchlässigkeit vom Einfallswinkel war in beiden Fällen die gleiche. Die Durchlässigkeitsgrenze des Fensterglases im Ultraviolett veranschaulicht die Abb. 8, die nach Angaben von KIRSCHBAUM über sog. Gartenrohgläser

Tabelle 1.

	Bedeckung der Beete		
	Fensterglas	gemischte Bedeckung	Fliegengitter
Relative UV-Dosis der Beete	2%	33%	100%
Ultraviolettmenge gegenüber dem Freiland. . .	1,3%	22%	67%
Durchlässigkeit für die Gesamtstrahlung. . . .	70%	68%	67%
Tägliches Temperaturmaximum Mittel vom 9. Mai bis 25. September	24,4°	23,7°	24,1°
Tägliches Temperaturminimum Mittel vom 9. Mai bis 25. September	5,0°	4,9°	4,6°
Bodentemperatur-Mittel aus 53 Ablesungen in 5 cm Tiefe vom Mai bis August zu allen Tageszeiten	16,2°	16,1°	15,8°

oder Blankgläser gezeichnet wurde. Die Gesamtdurchlässigkeit dieser fabrikneuen Gläser ist mit 79—86% etwas höher als die des von mir verwendeten alten Glases.

Durch diese Versuchsanordnung sowie durch die Anordnung der einzelnen Beete zueinander erreichte ich, daß alle übrigen Klimafaktoren außer der Ultra-

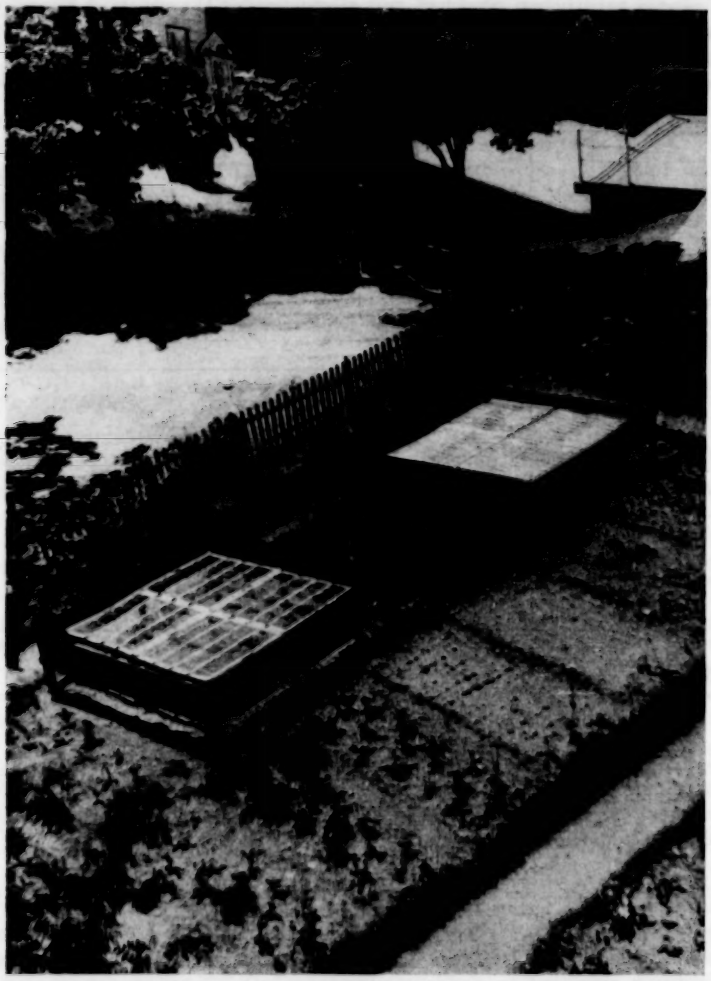

Abb. 7. Anlage des Versuchs im Sommer 1949. 1950 wurden kleine Änderungen vorgenommen.

violettstrahlung nur ganz geringfügige Unterschiede zeigten. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Mittelwerte. Die Durchlässigkeit der Fenstermaterialien wurde mit einem Bimetallaktinometer Michelson untersucht, die Thermometer waren in den Beeten so aufgehängt, daß die Meßergebnisse nicht durch die Sonnenstrahlung beeinträchtigt wurden; die Gartenerde, die entsprechend den bodenkundlichen Untersuchungen der Hauptuntersuchungsanstalt in Weihenstephan ausreichend

mit Nährstoffen versorgt war, wurde vor Versuchsbeginn in allen 3 Beeten gründlich durchmischt und die Bodenfeuchtigkeit in dem überdurchschnittlich warmen und trockenen Sommer 1950 durch regelmäßiges Gießen gleich gehalten.

Zusammenfassend ist über die Versuchsanstellung zu sagen, daß angestrebt wurde, die Wachstumsbedingungen soweit als möglich denjenigen anzupassen, die an einem natürlichen Standort mit ausreichender Wasser- und Nährstoffversorgung gegeben sind. Die Versuchspflanzen sollten genau wie die frei wachsenden Pflanzen dem täglichen Temperaturgang und der während des Tageslaufes wechselnden Strahlungsmenge ausgesetzt sein, auch sollten die Höhe der Temperatur

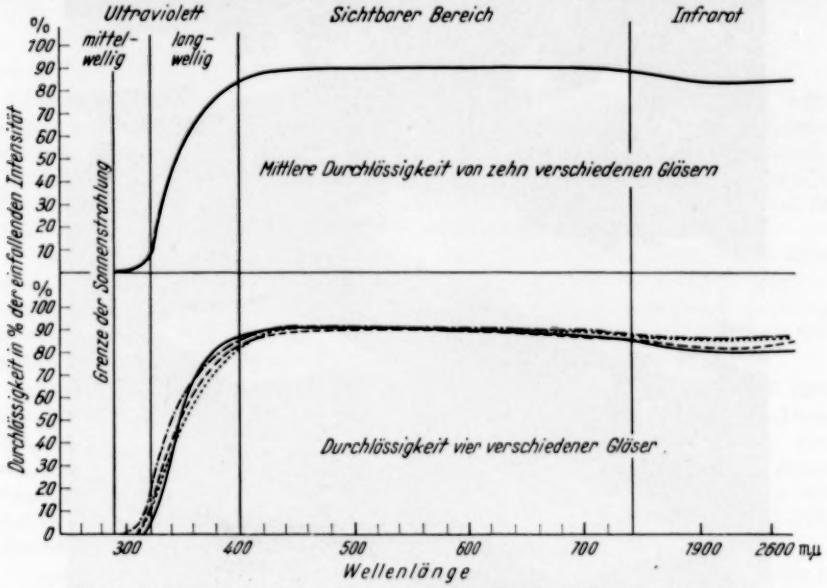

Abb. 8. Strahlungsdurchlässigkeit von Fensterglas (gezeichnet nach Angaben von KIRSCHBAUM).

und die Strahlungsintensität sich so wenig wie möglich von den natürlichen Bedingungen unterscheiden. Durch die gute Durchlüftung der Beete betrug die Überwärmung gegenüber dem Freiland 2—3°, während, wie aus Tabelle 1 hervorgeht, die Gesamtstrahlungsmenge um etwa 36% reduziert war[1].

II. Versuchspflanzen.

Die Auswahl der Versuchspflanzen fand unter verschiedenen einschränkenden Voraussetzungen statt. In erster Linie mußte es sich um erbgleiches Material

[1] Eine Vorstellung von der Bedeutung dieses Strahlungsverlustes von 35% geben folgende Daten: Die Verminderung der Gesamtstrahlung von Sonne und Himmel beträgt in Zürich (400 m über Meeresspiegel) gegenüber Davos (1600 m über Meeresspiegel) im Mittel in den Monaten Mai bis September, also während der eigentlichen Vegetationsperiode, etwa 12%, in der Zeit vom Oktober bis April etwa 40%. STOCKER (1949) gibt für das Darmstädter Gewächshaus einen Lichtverlust von 40—50% in 2 m Entfernung vom Glasdach an. Andererseits haben selbst die Sonnenblätter ausgesprochen lichtliebender tropischer Bäume ihr Assimilationsmaximum bei etwa der halben Intensität der maximalen Sonnen- und Himmelsstrahlung (STOCKER 1935).

handeln, da sich schon beim Studium der Literatur vereinzelte Hinweise auf ein unterschiedliches Reagieren verschiedener Rassen fanden (ELTINGE 1928). Sodann durften die Pflanzen nicht zu groß werden, weil die Beethöhe aus technischen Gründen begrenzt war, und sie mußten einen leichten Frost überstehen können. Neben einigen perennierenden Wiesenpflanzen, die ich im Vorjahr von den Davoser Wiesen geholt und in Kultur genommen hatte und von denen sich vor allem *Leontodon autumnalis* durch seine Teilbarkeit besonders gut bewährte, benutzte ich vor allem die folgenden annuellen Pflanzen, wobei ich den unten genannten Stellen für die Überlassung meinen Dank aussprechen möchte.

Aus den Kulturen von Professor MICHAELIS erhielt ich *Epilobium parviflorum* und den Artbastard *Ep. parv.* × *Ep. hirs.*, ebenfalls aus dem Max-Planck-Institut in Voldagsen bekam ich von Dr. HACKBARTH *Camelina sativa*. Professor LAIBACH (Limburg a. d. L.) stellte mir 3 Rassen von *Arabidopsis thaliana* zur Verfügung. *Linum humile*, einen sehr niedrigen Öllein, bekam ich vom Institut für Kulturpflanzenforschung in Gatersleben und je eine weitere *Linum*rasse vom Max-Planck-Institut für Bastfaserforschung in Niedermarsberg und von der Eidg. Landwirtschaftl. Versuchsanstalt in Zürich-Örlikon. *Aethionema* ssp. *graecum*, var. *creticum* stammte aus dem Botanischen Garten in München.

III. Zusammenfassende Angaben über Anordnung und Auswertung der Versuche.

Bevor ich auf die Versuchsergebnisse eingehe, möchte ich die methodischen Voraussetzungen und die im folgenden verwendeten Bezeichnungen zusammenfassen und hervorheben:

a) „UV" bedeutet in jedem Fall das mittelwellige Ultraviolett, auch Dorno-Bereich oder UV-B genannt, das die Wellenlängen von 280—320 mμ umfaßt. In der vorliegenden Arbeit ist der Bereich etwas enger, da die kurzwellige Grenze des von der Sonne eingestrahlten Ultraviolett oberhalb von 280 mμ liegt.

b) Die Beete werden nach ihrer relativen UV-Dosis bezeichnet, wobei das Beet mit der größten UV-Menge gleich 100% gesetzt wird. Das mit Fensterglas gedeckte Beet wird der Einfachheit halber auch als das Beet ohne UV bezeichnet, wenn es auch noch etwa 2% Ultraviolett des mittelwelligen Bereiches erhält.

c) Bei der zahlenmäßigen Auswertung der Ergebnisse wurde, um einen schnellen Vergleich der verschiedenen Pflanzen zu ermöglichen, außer den Mittelwerten und ihren mittleren Fehlern für jeden Mittelwert seine Relativzahl berechnet, wobei (anders als bei den Relativzahlen der Ultraviolettbestrahlung) der Wert des Beetes ohne UV immer gleich 100% gesetzt wurde.

d) Die mittleren Fehler der Mittelwerte wurden nach der Formel $\sqrt{\frac{\sum \Delta^2}{n\,(n-1)}}$ berechnet, wobei n die Zahl der Versuchspflanzen bedeutet. Soweit die mittleren Fehler der Mittelwerte berechnet wurden, ist auch der Fehler der Differenz (und daraus nach dem t-Test die Grenzwahrscheinlichkeit p) bestimmt worden. Sind die Werte zweier Beete durch einen fetten Strich voneinander getrennt, so ist $p = < 0{,}1\,\%$; die Differenz der beiden Werte ist dann also gut gesichert (KUCKUCK-MUDRA 1950). Ein entsprechender mittelstarker Strich bedeutet eine Sicherung durch den p-Wert 2—0,1%, entspricht also einer genügenden (bis 1%) bis schwachen Sicherung der Differenz der beiden nebeneinander angeführten Werte der Beete.

C. Ergebnisse der Untersuchungen.

Einen Überblick über die klimatischen Bedingungen und die Aus-Saat-, Blüh- und Erntetermine der Versuchspflanzen gibt die Abb. 9.

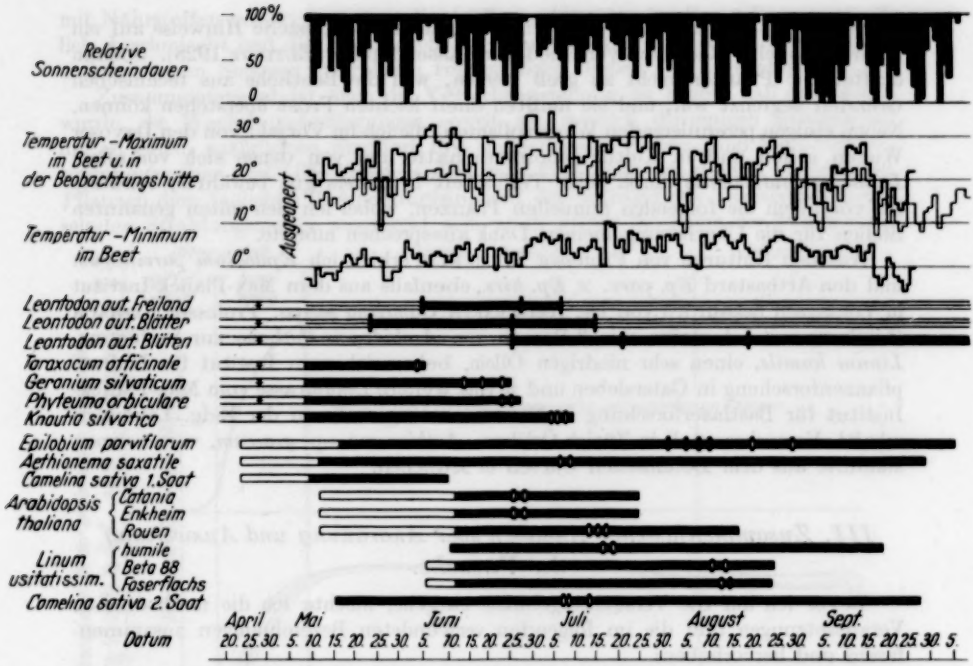

Abb. 9. Sonnenscheindauer, Temperaturverhältnisse, Saat-, Blüh- und Erntetermine im Versuchsommer 1950. ▭ Seit der Aussaat im Gewächshaus; ▭ unter der Schneedecke; ▭ unter Versuchsbedingungen, nicht ausgewertet; ▬ unter Versuchsbedingungen, ausgewertet; ◀▬ Aufblühzeit der einzelnen Beete; ◀ Sichtbarwerden der Knospen; ◀▬ Untersuchungsabschnitt bei *Leontodon*.

1. ***Epilobium parviflorum*** wurde am 24. April im Gewächshaus in Saatkästen gesät, nach der Bildung des ersten Primärblattpaares am 14. Mai in 3 verschiedene Kästen pikiert, am 17. Mai in die Beete gestellt und am 10. Juni in einem Abstand von 7 cm ausgepflanzt. Schon beim Auspflanzen zeigten die Pflanzen der einzelnen Beete deutliche Größenunterschiede, die in den nächsten Wochen noch zunahmen und dann bis zur Blüte und Ernte bestehenblieben. Die beste Entwicklung findet sich von Anfang an in dem Beet ohne Ultraviolett, etwas weniger gut entwickelt sind die Pflanzen im Beet mit 33% UV, und deutliche Hemmung zeigt sich im Beet mit 100% UV. Den Entwicklungszustand am 27. Juni, 6 Wochen nachdem die Pflanzen unter Versuchsbedingungen gekommen waren, zeigt die Abb. 10. 3 Wochen später, am 20. Juli, betrug die mittlere Höhe der Pflanzen im Beet ohne UV 20 cm, im Beet mit 33% UV 18 cm und im Beet mit 100% UV 12 cm. Die Entwicklung setzte sich in dieser Richtung fort und erreichte am 3. Oktober, dem Tag der Ernte, die aus der Tabelle ersichtlichen Werte.

Während der ganzen Entwicklung machten die Pflanzen einen kräftigen und gesunden Eindruck. Leider starben vor dem Aufblühen als Folge einer ungünstigen Witterungsperiode ein Teil der angelegten Knospen ab, so daß auch das Schossen der Blütentrauben teilweise unterblieb und die absolute Länge der Pflanzen nicht festgestellt werden konnte. Da die zuerst angelegten Knospen nicht geschädigt wurden, konnte der Aufblühtermin noch notiert werden.

Die Entwicklung von *Epilobium* zeigt eine direkte Beziehung zur Höhe der einwirkenden Ultraviolettdosis: Die Pflanzen, die kein UV

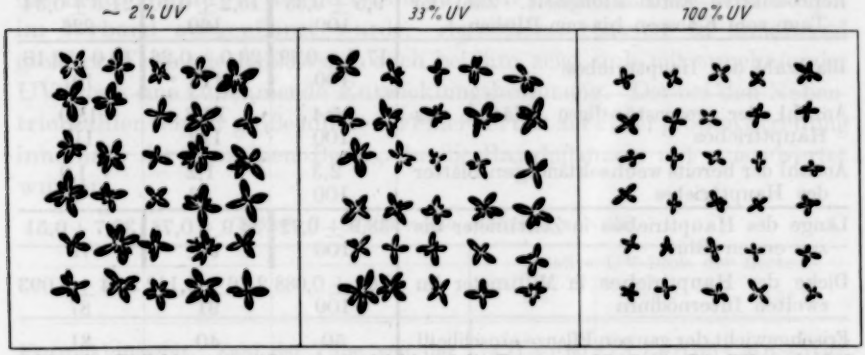

Abb. 10. *Epilobium parviflorum.* Aufsicht auf die Beete am 27. Juni. Die Pflanzen sind 9 Wochen alt und stehen 6 Wochen unter Versuchsbedingungen. Nach Fotografie gezeichnet.

bekamen, entwickelten sich schneller und waren kräftiger als diejenigen, die die volle Dosis erhielten, die Entwicklung des Beetes mit 33% UV lag, entsprechend der mittleren Dosis, zwischen den beiden anderen Beeten.

Während die Entwicklungsverzögerung gegenüber dem Beet ohne UV innerhalb der vegetativen Periode beim Beet mit 33% UV bereits 4 Tage und beim Beet mit 100% UV 7 Tage beträgt, vergrößert sich diese Differenz noch erheblich innerhalb der reproduktiven Phase; die entsprechende Zeit von Sichtbarwerden der Knospen bis zu deren Aufblühen beträgt einmal 10 und einmal 19 Tage, was einer Verzögerung von 60 und 123% entspricht. Die Vermutung liegt nahe, daß die Pflanzen in dieser Zeit für den die Wachstumsunterschiede auslösenden Impuls noch einmal besonders empfänglich sind.

Einen Hinweis auf die klimaabhängige Umstimmung der vegetativen Entwicklungsphase in die reproduktive Phase geben die Blattzahlen. v. Denffer beobachtete, daß einige Arten der Gebirgsflora in höheren Lagen früher blühten und bis zur Blüte weniger Blätter ausbildeten als die Exemplare am tieferen Standort. Das Verhalten der *Epilobium*-pflanzen zeigt, daß es sich hierbei anscheinend nicht um eine direkte

Tabelle 2.

	Relative UV-Dosis der Beete		
	2 %	33 %	100 %
Epilobium parviflorum. $n = 30$.			
Vegetative Entwicklungszeit. Zahl der Tage von der Aussaat bis zum Sichtbarwerden der Knospen	$75{,}7 \pm 0{,}45$ 100	$79{,}8 \pm 0{,}68$ 105	$82{,}7 \pm 0{,}72$ 109
Gesamtentwicklungszeit. Zahl der Tage von der Aussaat bis zur Blüte	$85{,}2 \pm 0{,}78$ 100	$95{,}1 \pm 1{,}03$ 112	$104{,}2 \pm 1{,}03$ 122
Reproduktive Entwicklungszeit. Zahl der Tage vom Knospen bis zum Blühen.	$9{,}5 \pm 0{,}35$ 100	$15{,}2 \pm 0{,}40$ 160	$21{,}5 \pm 0{,}34$ 226
Blattzahl des Haupttriebes	$17{,}7 \pm 0{,}39$ 100	$20{,}0 \pm 0{,}26$ 113	$19{,}0 \pm 0{,}16$ 107
Anzahl der gegenständigen Blätter des Haupttriebes	15,4 100	18,8 122	18,0 117
Anzahl der bereits wechselständigen Blätter des Haupttriebes	2,3 100	1,2 52	1,0 44
Länge des Haupttriebes in Zentimeter bis zur ersten Blüte	$38{,}9 \pm 0{,}72$ 100	$34{,}9 \pm 0{,}78$ 90	$30{,}7 \pm 0{,}51$ 79
Dicke des Haupttriebes in Millimeter im zweiten Internodium	$3{,}03 \pm 0{,}088$ 100	$2{,}76 \pm 0{,}112$ 91	$2{,}64 \pm 0{,}093$ 87
Frischgewicht der ganzen Pflanze einschließl. Nebentriebe in Gramm	50 100	40 80	31 62
Internodienlänge in Zentimeter	2,20 100	1,75 80	1,62 74
Anzahl der Achseltriebe je Pflanze	14,0 100	12,7 91	12,2 87
Anzahl aller Bodentriebe je Pflanze	8,9 100	8,4 94	5,7 64
Anzahl der Pflanzen mit mindestens einem ausgewachsenen Bodentrieb	28 100	26 93	14 50
Länge des längsten Bodentriebes in Zentimeter	31,0 100	25,8 83	18,6 60
Täglicher Längenzuwachs in Zentimeter vom Tag an, an dem die Pflanzen unter Versuchsbedingungen kamen	0,72 100	0,60 83	0,50 69
Täglicher Zuwachs der Blattzahl vom Tag an, an dem die Pflanzen unter Versuchsbedingungen kamen	0,29 100	0,31 107	0,28 96
Epilobium parviflorum × *hirsutum.* $n = 5$.			
Länge bis zum obersten Blatt in Zentimeter	17,4 100	14,4 83	10,0 58

Abhängigkeit dieses Verhaltens von der einwirkenden UV-Dosis handelt. Daß aber eine innere Umstimmung veranlaßt wird, wird deutlich, wenn wir die Blatt- und Blütenstellungen betrachten. Da sehen wir nämlich, daß die obersten Blätter der vegetativen Region unterhalb der Blüten-

traube in verschiedenem Maße dazu neigen, von der in der Blattregion üblichen gegenständigen Stellung in die der Blütenregion eigentümliche wechselständige Stellung überzugehen. Die Tabelle 2 zeigt, daß im Beet ohne UV bereits doppelt so viele Blätter vor der Blüte wechselständig angeordnet sind als in den beiden anderen Beeten.

Das Verhalten des Artbastardes *Ep. parvifl.* × *Ep. hirs.* entsprach im wesentlichen demjenigen seines einen Elternteiles.

2. ***Aethionema saxatile***, ssp. *graecum*, var. *creticum* wurde am 14. April ausgesät, am 8. Mai pikiert, am 12. Mai in den Saatkästen in die Beete gestellt, in welche es am 14. Juni in einem Abstand von 8 cm im Verband ausgepflanzt wurde. *Aethionema* reagiert in annähernd gleicher Weise wie *Epilobium;* auch bei ihm zeigt sich mit zunehmender UV-Dosis eine zunehmende Entwicklungshemmung. Der bei den Nebentriebzahlen relativ große mittlere Fehler beruht auf einer großen Streuung innerhalb der einzelnen Beete, da die Randpflanzen mit ausgewertet wurden.

Tabelle 3. *Aethionema saxatile.* $n = 26$.

	Relative UV-Dosis der Beete		
	2 %	33 %	100 %
Entwicklungszeit. Zahl der Tage von der Aussaat bis zur Blüte	$74{,}0 \pm 0{,}60$ 100	$73{,}7 \pm 0{,}55$ 100	$76{,}6 \pm 0{,}92$ 103
Blattzahlen des Haupttriebes	$22{,}0 \pm 0{,}20$ 100	$21{,}7 \pm 0{,}24$ 99	$21{,}9 \pm 0{,}29$ 100
Länge des Haupttriebes in Zentimeter	$28{,}7 \pm 0{,}45$ 100	$28{,}1 \pm 0{,}44$ 98	$24{,}7 \pm 0{,}37$ 86
Dicke des Hypokotyls in Millimeter	$2{,}26 \pm 0{,}05$ 100	$2{,}04 \pm 0{,}07$ 91	$1{,}87 \pm 0{,}05$ 83
Anzahl der Nebentriebe erster Ordnung	$5{,}8 \pm 0{,}34$ 100	$5{,}2 \pm 0{,}32$ 90	$5{,}0 \pm 0{,}24$ 86
Summe der Länge aller Nebentriebe erster Ordnung in Zentimeter	$117 \pm 7{,}13$ 100	$91 \pm 8{,}29$ 78	$75 \pm 4{,}35$ 64
Summe der Länge aller Nebentriebe zweiter Ordnung in Zentimeter	40 100	25 63	13 33

3. ***Arabidopsis thaliana.*** Die Rassen Catania, Rouen und Enkheim wurden am 12. Mai im Gewächshaus ausgesät, am 8. Juni in einem Abstand von etwa 3 cm in getrennte Kästen pikiert und in diesen am 12. Juni in die Beete gestellt. Als sie pikiert wurden, hatten die Pflänzchen etwa 6 Blättchen gebildet. Erst als die Kästen schon unter Versuchsbedingungen standen, setzte die eigentliche Massenentwicklung ein. Die Pflanzen wuchsen dann so rasch, daß sie gar nicht mehr in die Beete gepflanzt werden konnten, sondern in den Saatkästen verblieben. Die Abb. 11 zeigt den Stand der Entwicklung am 27. Juni. Der wesentliche

Tabelle 4. *Arabidopsis thaliana.*

	Rasse								
	Rouen, $n = 80$			Catania, $n = 100$			Enkheim, $n = 73$		
	Relative UV-Dosis der Beete								
	2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %
Entwicklungszeit. Zahl der Tage von der Aussaat bis zur Blüte	64,7±0,25 100	62,1±0,27 96	66,2±0,34 102	45,8±0,19 100	46,3±0,29 101	46,7±0,21 102	45,4±0,13 100	45,5±0,21 100	47,8±0,20 105
Blattzahl des Haupttriebes. Stichprobe ($n = 14$, 12 und 5)	23,8±0,35 100	25,7±0,61 108	27,6±0,54 116	—	—	—	—	—	—
Täglicher Zuwachs der Blattzahl vom Versuchsbeginn an	0,51 100	0,63 123	0,61 119						
Rosettendurchmesser am 27. Juni (46. Tag nach Versuchsbeginn) in Millimeter	20,2±0,49 100	25,1±0,51 124	16,1±0,32 80	20,6±0,37 100	25,6±0,60 124	17,4±0,24 84	20,6±0,39 100	22,8±0,35 111	16,6±0,28 81
Gesamtlänge des Haupttriebes in Zentimeter				16,9±0,25 100	20,6±0,31 122	12,0±0,30 71	13,1±0,24 100	12,8±0,32 98	8,6±0,30 66
Schotenzahl des Haupttriebes				16,3±0,31 100	19,0±0,35 117	13,0±0,39 80	14,0±0,30 100	13,4±0,41 96	10,5±0,39 75
Mittlere Länge der Nebentriebe in Zentimeter				6,2 100	11,2 181	4,4 71	7,3 100	7,8 107	4,8 66

Mittlere Schotenzahl der Nebentriebe	5,9 100	9,5 161	4,6 78	7,7 100	7,4 96	5,7 74
Summe der Länge aller Triebe in Zentimeter	23,9 100	48,3 202	14,6 61	29,1 100	31,0 117	14,1 48
Anzahl der Nebentriebe je Pflanze	1,13 100	2,47 218	0,59 52	2,19 100	2,33 106	1,15 52
Anteil der Rosettentriebe an je 100 Nebentrieben	4	35	0	37	42	27
Länge des Blütenstandes vom Haupttrieb in Zentimeter	10,3 100	13,7 133	6,8 66	9,3 100	8,8 95	5,6 60
Mittlerer Abstand der Schoten im Blütenstand des Haupttriebes in Zentimeter	0,74 100	0,72 97	0,52 70	0,66 100	0,66 100	0,53 80

Unterschied gegenüber der Entwicklung von *Epilobium* und *Aethionema* besteht darin, daß *Arabidopsis* im Beet mit der mittleren UV-Dosis weitaus am besten wächst und somit einen neuen Reaktionstyp darstellt. Bei der Rasse Enkheim unterschieden sich das Beet ohne UV und das mit 33% UV nicht sehr, bei den Rassen Catania und Rouen dagegen ist die Entwicklungsförderung des Beetes mit 33% UV ganz auffällig. Wie bei den anderen bisher besprochenen Pflanzen ist auch bei *Arabidopsis* das Wachstum im Beet mit der vollen UV-Dosis am schlechtesten. Die Rasse Rouen wurde wegen eines Mißgeschicks nicht so vollständig ausgewertet wie die beiden anderen Rassen, doch läßt die Übereinstimmung der Kurven für die Triebzahl und für den Rosettendurchmesser auch für die übrigen Werte eine Annäherung an diejenigen von Catania vermuten. (Abb. 12 und Abb. 15.)

Die Entwicklungszeiten unterscheiden sich entsprechend der sehr kurzen Dauer nur wenig voneinander. Blütenbildung und Blattzahl lassen sich meist nicht an ein und demselben Exemplar untersuchen, da die Blätter zur Zeit des Schossens bereits zu verotten beginnen. Deshalb konnte die Blattzahl nur in einer Stichprobe bei der Rasse Rouen festgestellt werden. Die Mittelwerte der Tabelle 4 finden eine Ergänzung in den Abbildungen. In Abb. 13 und 14 sind die Pflanzen entsprechend der Zahl ihrer Nebentriebe zu Gruppen

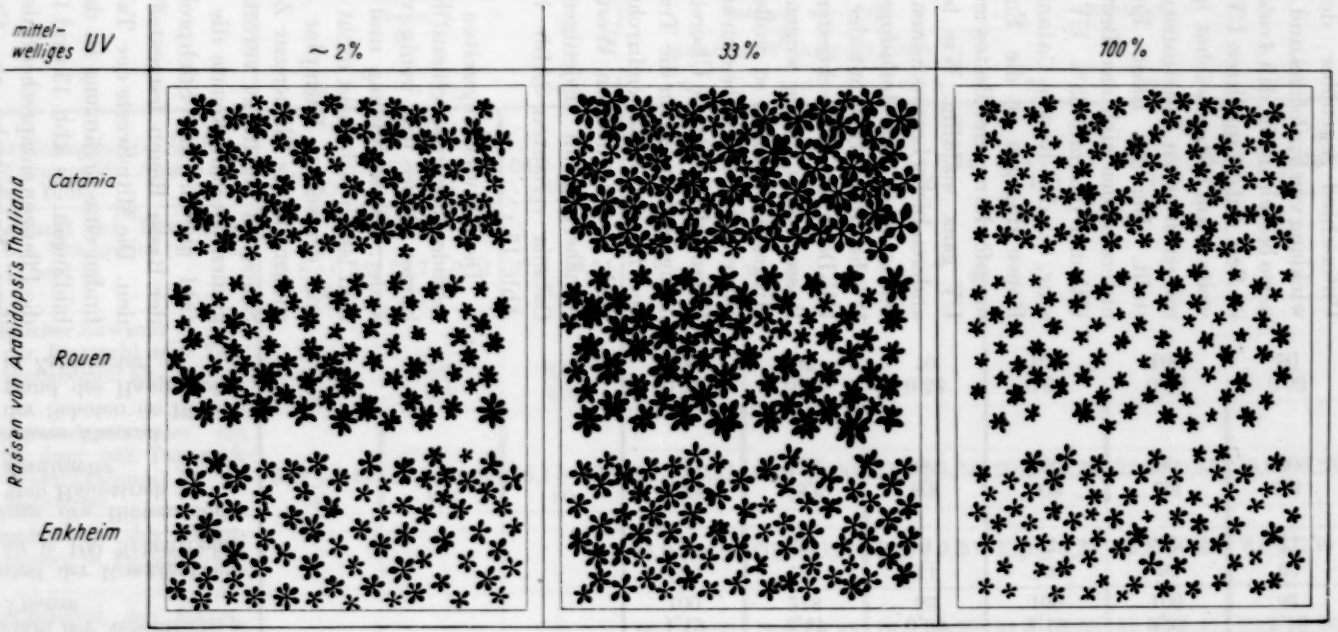

Abb. 11. *Arabidopsis thaliana*. Rosettengröße am 27. Juni. Die Pflanzen sind 46 Tage alt und stehen 15 Tage unter Versuchsbedingungen. Nach Fotografie gezeichnet.

zusammengefaßt. Die Abb. 15 und 16 lassen erkennen, daß die aus der Rosette entspringenden Nebentriebe in einem größeren Maße von Förderung und Hemmung betroffen werden als die am Haupttrieb stehenden und daß das Beet der mittleren UV-Dosis neben der besten Entwicklung auch die größte Variationsbreite zeigt.

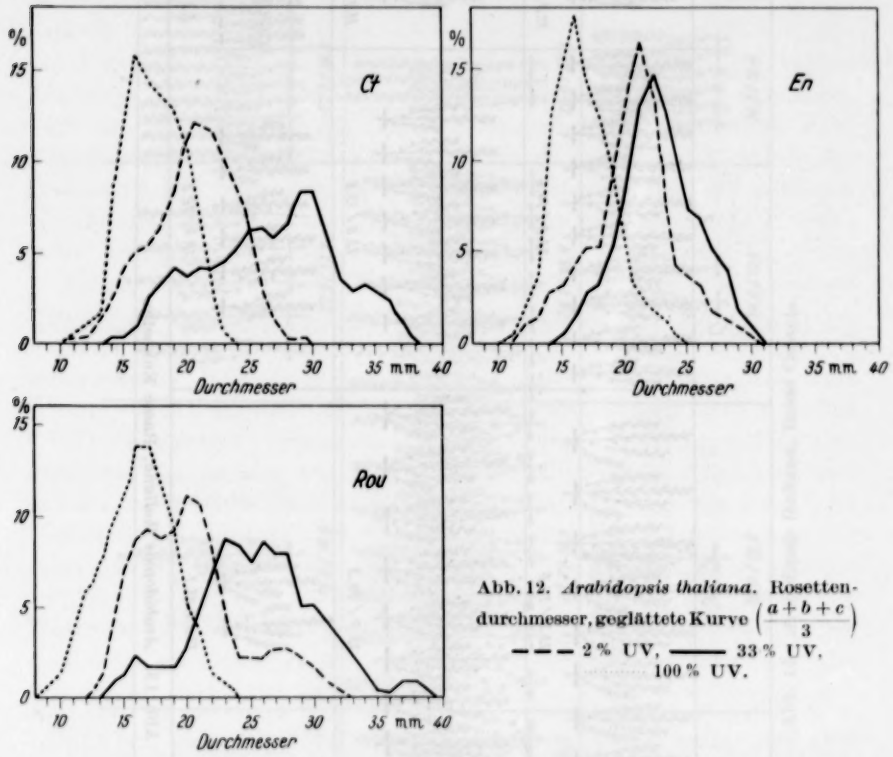

Abb. 12. *Arabidopsis thaliana*. Rosettendurchmesser, geglättete Kurve $\left(\frac{a+b+c}{3}\right)$
– – – 2 % UV, ——— 33 % UV,
100 % UV.

Hinweisen möchte ich hier noch auf das eigenartige Verhalten des Schotenabstandes bei der Rasse Enkheim. Während sonst alle gemessenen Werte im Beet der mittleren Dosis eine starke Förderung aufwiesen, liegt hier der Wert im Beet ohne UV etwas über demjenigen des Beetes mit 33% UV. Ähnlich wie bei *Epilobium*, wenn auch in etwas anderer Weise, scheint hier ein Hinweis vorzuliegen, daß die Pflanzen innerhalb des Blütenstandes anders reagieren als die vegetativen Teile.

Schließlich soll noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Relativzahlen der Rassen Enkheim und Catania in einer bestimmten Beziehung zueinander stehen, die erkennen läßt, daß einer relativ großen Förderung des Beetes mit der mittleren UV-Dosis eine relativ geringe Hemmung des Beetes mit der vollen Dosis entspricht. In fast allen

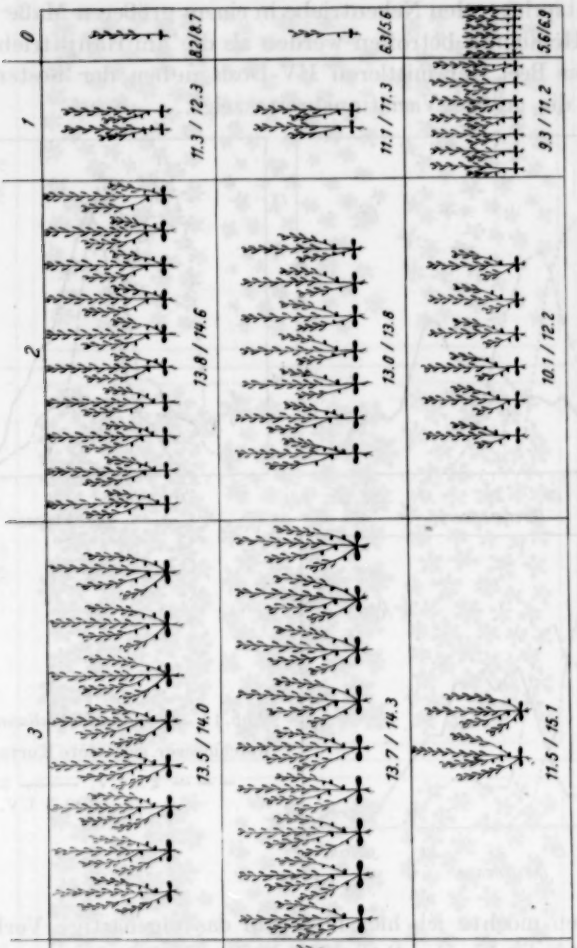

Abb. 13. *Arabidopsis thaliana*, Rasse Enkheim.

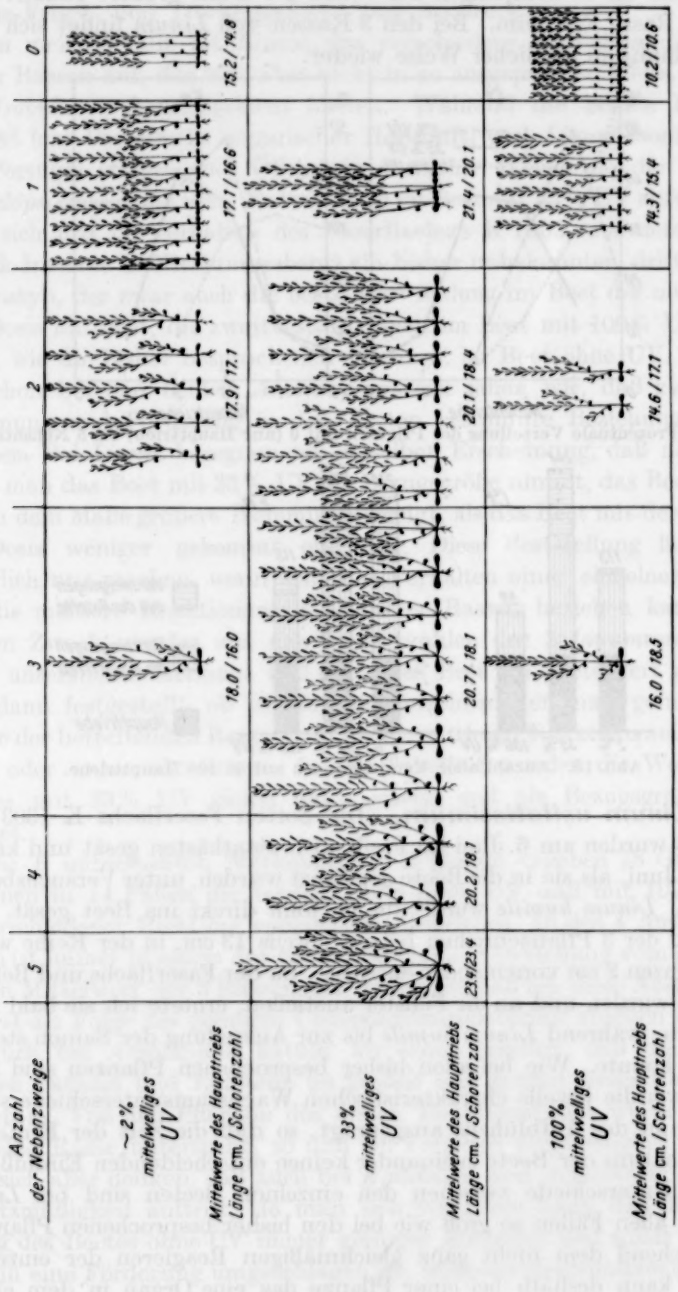

Abb. 14. *Arabidopsis thaliana*, Rasse Catania.

Fällen hat nämlich die Rasse Catania sowohl im Beet mit der mittleren UV-Dosis wie in demjenigen der vollen UV-Dosis größere Relativwerte als die Rasse Enkheim. Bei den 3 Rassen von *Linum* findet sich diese Erscheinung in ähnlicher Weise wieder.

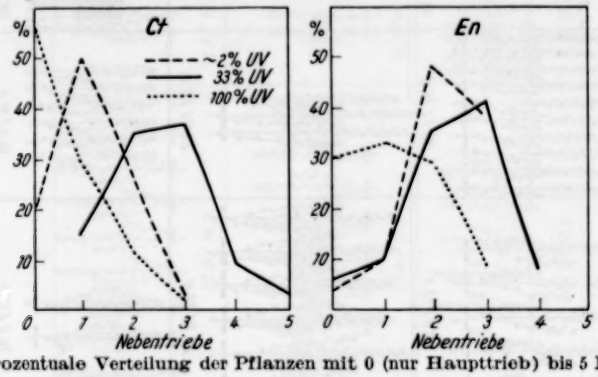

Abb. 15. Prozentuale Verteilung der Pflanzen mit 0 (nur Haupttrieb) bis 5 Nebentrieben.

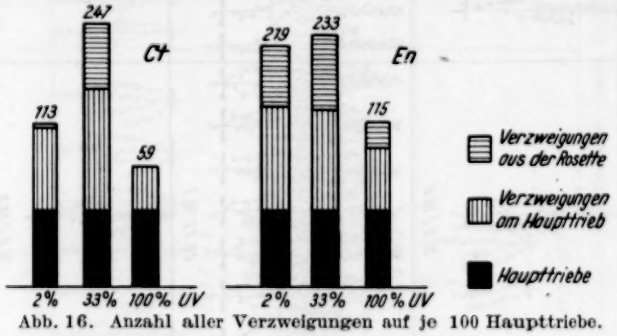

Abb. 16. Anzahl aller Verzweigungen auf je 100 Haupttriebe.

4. ***Linum usitatissimum.*** Die Sorten Faserflachs K 1303 und Beta 88 wurden am 6. Juni im Freiland in Saatkästen gesät und kamen am 12. Juni, als sie in die Beete gepflanzt wurden, unter Versuchsbedingungen. *Linum humile* wurde am 11. Juni direkt ins Beet gesät. Der Abstand der 3 Pflanzenreihen betrug jeweils 13 cm, in der Reihe waren die Pflanzen 2 cm voneinander entfernt. Da der Faserflachs und Beta 88 zu groß wurden und an die Fenster anstießen, erntete ich sie bald nach der Blüte, während *Linum humile* bis zur Ausreifung der Samen stehenbleiben konnte. Wie bei allen bisher besprochenen Pflanzen sind auch bei *Linum* die jeweils charakteristischen Wachstumsunterschiede schon am Beginn des Aufblühens ausgeprägt, so daß die Zeit der Ernte auf das Verhältnis der Beete zueinander keinen entscheidenden Einfluß hat.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Beeten sind bei *Linum* nicht in allen Fällen so groß wie bei den bisher besprochenen Pflanzen; entsprechend dem nicht ganz gleichmäßigen Reagieren der einzelnen Organe kann deshalb bei einer Pflanze das eine Organ in dem einen,

das andere aber in einem anderen Beet die größte Förderung aufweisen. Am besten kommt die Gesamtentwicklung der Pflanzen in den Zahlen für das Frisch- und Trockengewicht zum Ausdruck.

Am meisten fällt bei *Linum* das verschiedene Verhalten der einzelnen Rassen auf, das wir, aber nicht in so ausgeprägter Weise, schon bei *Arabidopsis* kennengelernt hatten. Während die beiden Rassen Beta 88 (ein Faserflachs ungarischer Herkunft) und *Linum humile* (ein aus Portugal stammender Öllein) in ähnlicher Weise wie die beiden *Arabidopsis*rassen die beste Entwicklung im Beet mit 33% UV aufweisen, zeigt sich uns im Verhalten des Faserflachses K 1303 (aus dem Max-Planck-Institut in Niedermarsberg) ein bisher unbekannter, dritter Reaktionstyp, der zwar auch die beste Entwicklung im Beet der mittleren UV-Dosis aufweist, die zweitbeste dagegen im Beet mit 100% UV und nicht, wie die bisher besprochenen Pflanzen, im Beet ohne UV.

Schon bei den beiden *Arabidopsis*rassen sahen wir, daß zwischen Hemmung und Förderung in den Beeten bestimmte Beziehungen bestanden. Bei *Linum* begegnen wir derselben Erscheinung, daß nämlich, wenn man das Beet mit 33% UV als Bezugsgröße nimmt, das Beet ohne UV in dem Maße größere Hemmungen zeigt, als das Beet mit der vollen UV-Dosis weniger gehemmt erscheint. Diese Feststellung läßt sich natürlich nur machen, wenn man das Verhalten einer einzelnen Rasse auf die mittlere Reaktionsweise mehrerer Rassen beziehen kann. Zu diesem Zweck wurden aus den Relativzahlen der 3 *Linum*rassen für jedes untersuchte Merkmal und für jedes Beet ein Mittelwert gebildet und dann festgestellt, ob die für die einzelnen Merkmale gefundenen Werte der betreffenden Rassen von dieser mittleren Reaktionsweise nach oben oder unten abweichen. In der Tabelle 6 wurden die Werte des Beetes mit 33% UV gleich 100% gesetzt und als Bezugsgröße verwendet.

Die 6 untersuchten Merkmale der 3 Rassen ergeben 18 Gruppen, in denen in 14 Fällen die beiden Beete ohne UV und mit 100% UV in verschiedener Richtung voneinander abweichen. In den 4 Ausnahmefällen ist immer in einem der beiden Beete die Abweichung vom gemeinsamen Mittelwert der 3 Rassen nur gering; so daß ich diese Ausnahmen vorerst als Folge des geringen Untersuchungsmaterials ansehen möchte.

Auch bei *Arabidopsis* hatten wir schon gesehen, daß die beiden Rassen Catania und Enkheim im großen und ganzen dieser Regel entsprechen. Von den Pflanzen des ersten Reaktionstypus wurde jeweils nur eine Rasse untersucht, so daß ein Vergleich nicht möglich ist. Es läßt sich aber denken, daß auch bei *Epilobium* und *Aethionema* dieselbe Gesetzmäßigkeit auftritt, da man sich vorstellen kann, daß die Hemmung des Beetes ohne UV immer geringer geworden und somit schließlich in eine Förderung umgeschlagen ist, während dementsprechend die

Tabelle 5.

	Linum humile, $n = 36$		
	Relative UV-Dosis		
	2 %	33 %	100 %
Zahl der Tage von der Aussaat bis zur Blüte	37,4 ± 0,33 100	37,5 ± 0,31 100	38,7 ± 0,24 103
Blattzahl	36,3 ± 0,55 100	33,7 ± 0,64 93	31,4 ± 0,60 87
Zahl der oberen Verzweigungen	4,3 ± 0,14 100	4,5 ± 0,12 104	3,7 ± 0,11 86
Länge des Haupttriebes in Zentimeter	43,0 ± 0,51 100	43,0 ± 0,73 100	37,0 ± 0,61 86
Stengeldicke 20 cm über dem Erdboden in Millimeter	1,36 ± 0,03 100	1,59 ± 0,03 117	1,30 ± 0,03 96
Trockengewicht des Haupttriebes ohne Blätter in Gramm	0,37 ± 0,014 100	0,48 ± 0,019 130	0,27 ± 0,012 73
Frischgewicht der ganzen Pflanze in Gramm	3,76 100	4,83 128	2,50 66
Internodienlänge in Zentimeter	1,18 100	1,28 108	1,18 100
Täglicher Längenzuwachs in Zentimeter von der Bildung der Primärblätter an	1,50 100	1,50 100	1,25 83
Täglicher Zuwachs der Blattzahl von der Bildung der Primärblätter an	1,28 100	1,18 92	1,06 83
Summe der Längen des Haupttriebes und aller Nebentriebe in Zentimeter	85,3 ± 4,08 100	93,2 ± 3,78 109	55,4 ± 2,45 65
Trockengewicht der ganzen Pflanze in Gramm	0,82 ± 0,04 100	1,04 ± 0,05 127	0,58 ± 0,02 70
Zahl der Früchte	10,4 ± 0,41 100	10,9 ± 0,42 105	8,0 ± 0,30 77
Wassergehalt in Prozent vom Frischgewicht	78,2 100	78,4 100	76,8 98

Hemmung im Beet mit 100% UV immer größer geworden ist. Auf diese Weise könnten die bisher isoliert dastehenden 3 Reaktionstypen unter dem einheitlichen Gesichtspunkt zusammengefaßt werden, daß eine Pflanze um so mehr durch das Fehlen von Ultraviolett gehemmt wird, je besser sie sich bei einer großen UV-Dosis entwickelt. Es dürfte somit eine Anpassung bestimmter Rassen an eine bestimmte UV-Dosis vorliegen.

5. ***Camelina sativa.*** Während wir bei *Arabidopsis* und *Linum* das Verhalten mehrerer Rassen einer Art kennengelernt hatten, betrachten

Linum usitatissimum.

Beta 88, $n = 36$			Faserflachs K 1303, $n = 42$		
der Beete					
2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %
$66 \pm 0{,}28$ / 100	$66 \pm 0{,}24$ / 100	$69 \pm 0{,}45$ / 104	$70{,}3 \pm 0{,}52$ / 100	$67{,}6 \pm 0{,}40$ / 96	$70{,}1 \pm 0{,}43$ / 100
$86 \pm 0{,}90$ / 100	$89 \pm 0{,}83$ / 104	$84 \pm 0{,}26$ / 98	$84 \pm 0{,}76$ / 100	$88 \pm 0{,}66$ / 105	$87 \pm 0{,}70$ / 104
$4{,}8 \pm 0{,}12$ / 100	$4{,}6 \pm 0{,}17$ / 96	$4{,}1 \pm 0{,}12$ / 85	$4{,}2 \pm 0{,}12$ / 100	$4{,}7 \pm 0{,}11$ / 112	$4{,}6 \pm 0{,}12$ / 109
$74 \pm 0{,}54$ / 100	$79 \pm 0{,}47$ / 107	$72 \pm 0{,}34$ / 97	$72 \pm 0{,}49$ / 100	$76 \pm 0{,}70$ / 106	$72 \pm 0{,}52$ / 100
$1{,}93 \pm 0{,}04$ / 100	$2{,}02 \pm 0{,}04$ / 105	$1{,}67 \pm 0{,}04$ / 86	$1{,}62 \pm 0{,}04$ / 100	$1{,}99 \pm 0{,}03$ / 123	$1{,}85 \pm 0{,}03$ / 114
$0{,}87 \pm 0{,}037$ / 100	$1{,}07 \pm 0{,}045$ / 123	$0{,}75 \pm 0{,}038$ / 86	$0{,}60 \pm 0{,}032$ / 100	$0{,}94 \pm 0{,}035$ / 157	$0{,}77 \pm 0{,}030$ / 128
1,35 / 100	1,63 / 121	1,04 / 77	0,75 / 100	1,20 / 160	0,94 / 125
0,86 / 100	0,89 / 104	0,86 / 100	0,85 / 100	0,86 / 101	0,82 / 96
1,32 / 100	1,41 / 107	1,22 / 92	1,19 / 100	1,31 / 110	1,18 / 99
1,55 / 100	1,59 / 102	1,42 / 93	1,39 / 100	1,53 / 110	1,54 / 104

wir nunmehr bei *Camelina* das Verhalten zweier zeitlich unterschiedener Aussaaten einer einzigen Rasse.

Camelina sativa wurde einmal am 24. April und einmal am 16. Mai ausgesät. Die erste Aussaat wurde am 10. Mai aus den Kästen im Gewächshaus ins Freie gepflanzt, die 2. Aussaat wurde in 3 in den Beeten stehende Kästen gesät, nach dem Auflaufen auf einen Abstand von 5 cm verzogen und am 10. Juni in die Beete ausgepflanzt. Beide Aussaaten hatten im Beet einen Reihenabstand von 25 cm; innerhalb der Reihen standen die Pflanzen 5 cm auseinander.

Tabelle 6. *Vergleich der Entwicklung der 3 Linumrassen.*

	Mittelwerte der Relativzahlen der 3 Rassen			Relativzahlen der Beete mit 2% UV und 100% UV und ihr Abweichen vom gemeinsamen Mittelwert aller 3 Rassen					
				Linum humile		Beta 88		Faserflachs K 1303	
	Relative UV-Dosis der Beete								
	2%	33%	100%	2%	100%	2%	100%	2%	100%
Blattzahl	100	100	95,3	108 +8,0	93 −2,3	97 −3,0	94 −1,3	95 −5,0	99 +3,7
Zahl der oberen Verzweigungen	96,3	100	89,7	96 −0,3	82 −7,7	104 +7,7	89 −0,7	89 −7,3	98 +8,7
Länge des Haupttriebes	95,7	100	90,3	100 +4,3	86 −4,3	93 −2,7	91 +0,7	94 −1,7	94 +3,7
Stengeldicke 20 cm über dem Erdboden	87,3	100	86,3	86 −1,3	83 −3,3	95 +7,7	83 −3,3	81 −6,3	93 +6,7
Trockengewicht des Haupttriebes ohne Blätter	74	100	69,3	77 +3,0	56 −13,3	81 +7,0	70 +0,7	64 −10,0	82 +12,7
Frischgewicht der ganzen Pflanze	74,3	100	64,7	78 +3,7	52 −12,7	83 +8,7	64 −0,7	62 −12,3	78 +13,3

Die Pflanzen der ersten Aussaat kamen am 16. Tag nach dem Saattermin unter Versuchsbedingungen, wo sich sehr bald Unterschiede zwischen den 3 Beeten entwickelten. Bei der 2. Aussaat, die vom 1. Tag an in den Versuchsbeeten stand, verhielten sich die Pflanzen bei der Keimung und in den allerersten Entwicklungsstadien in den 3 Beeten ganz gleich, aber bereits am 26. Tag nach dem Saattermin, als die Pflanzen aus den Kästen ausgepflanzt wurden, waren deutliche Unterschiede zu sehen, die sich während der weiteren Entwicklung noch verstärkten und bis zur Ernte bestehen blieben.

Die Ernte erfolgte bei den Pflanzen der 1. Aussaat am 10. Juni noch vor der Blüte; die 2. Aussaat wurde nach der Reife am 28. September geerntet. Da sich das Verhältnis der Relativwerte der 3 Beete, wie alle unsere Versuchspflanzen gezeigt haben, in der Zeit zwischen Blüte und Ernte nicht mehr wesentlich zu verschieben pflegte, können wir die beiden Aussaaten von *Camelina* trotz des verschiedenen Erntetermins miteinander vergleichen.

Das auffallendste Ergebnis bei *Camelina* ist das unterschiedliche Verhalten der beiden Aussaaten. Während die erste Aussaat auf die Unterschiede der Ultraviolettdosis in derselben Weise wie *Epilobium* reagiert, sich also im Beet ohne UV am besten entwickelt und mit zunehmender

Tabelle 7. *Camelina sativa*, St. 4487.

	Erste Aussaat, $n=24$			Zweite Aussaat, $n=30$		
	Relative UV-Dosis der Beete					
	2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %
Zahl der Tage von der Aussaat bis zur Blüte	—	—	—	$53{,}7 \pm 0{,}46$ 100	$52{,}8 \pm 0{,}34$ 98	$58{,}9 \pm 0{,}45$ 110
Blattzahl	$28{,}7 \pm 0{,}36$ 100	$24{,}9 \pm 0{,}29$ 93	$24{,}4 \pm 0{,}46$ 91	$20{,}1 \pm 0{,}40$ 100	$21{,}6 \pm 0{,}39$ 108	$22{,}4 \pm 0{,}28$ 111
Zahl der bereits gestreckten Internodien	$11{,}7 \pm 0{,}22$ 100	$10{,}9 \pm 0{,}23$ 93	$10{,}5 \pm 0{,}22$ 90	—	—	—
Anzahl der Seitentriebe	—	—	—	$6{,}1 \pm 0{,}43$ 100	$8{,}1 \pm 0{,}45$ 133	$6{,}9 \pm 0{,}46$ 113
Länge des Haupttriebes in Zentimeter. Erste Aussaat: Gesamtlänge am 47. Tag nach der Aussaat, zweite Aussaat: bis zum obersten Blatt	$14{,}0 \pm 0{,}36$ 100	$11{,}9 \pm 0{,}44$ 85	$7{,}9 \pm 0{,}22$ 56	$47{,}3 \pm 1{,}16$ 100	$56{,}6 \pm 0{,}93$ 120	$54{,}6 \pm 0{,}74$ 115
Mittlere Internodienlänge in Zentimeter	1,2 100	1,1 92	0,7 58	2,36 100	2,62 111	2,44 103
Täglicher Längenzuwachs in Zentimeter von der Bildung der Primärblätter an	0,45 100	0,38 84	0,25 56	1,25 100	1,54 123	1,27 102
Täglicher Zuwachs der Blattzahl von der Bildung der Primärblätter an	0,38 100	0,35 92	0,34 89	0,53 100	0,59 111	0,52 98
Hypokotyldicke in Millimeter	—	—	—	$3{,}7 \pm 0{,}21$ 100	$4{,}5 \pm 0{,}13$ 122	$4{,}0 \pm 0{,}17$ 108
Stengeldicke oberhalb des letzten Blattes in Millimeter	—	—	—	$1{,}6 \pm 0{,}05$ 100	$1{,}8 \pm 0{,}05$ 112	$1{,}8 \pm 0{,}06$ 112
Trockengewicht der ganzen Pflanze in Gramm	—	—	—	7,3 100	8,5 116	7,8 107
Schötchenzahl des Haupttriebes	—	—	—	39,4 100	44,5 113	40,5 103
Länge der Blütentraube in Zentimeter	—	—	—	25,7 100	25,2 98	24,4 95
Schötchenabstand auf der Blütentraube	—	—	—	0,65 100	0,57 88	0,60 92

UV-Dosis eine zunehmende Hemmung zeigt, verhält sich die 2. Aussaat wie der Faserflachs, der die beste Entwicklung im Beet mit der mittleren UV-Dosis und die schlechteste im Beet ohne UV aufweist. Genau wie beim Faserflachs machte sich auch bei den *Camelina*pflanzen der 2. Aussaat im Beet ohne UV ziemlich bald eine Wachstumshemmung bemerkbar, die sich in kleinbleibenden, gelblich gefärbten Blättern und dünnen Stielen äußerte, während die Blätter im Beet mit der vollen UV-Dosis zwar auch kleiner als diejenigen des sehr üppig entwickelten Beetes mit der mittleren UV-Dosis blieben, aber kräftig grün und glänzend waren und einen kräftigen Stengel hatten (Abb. 17).

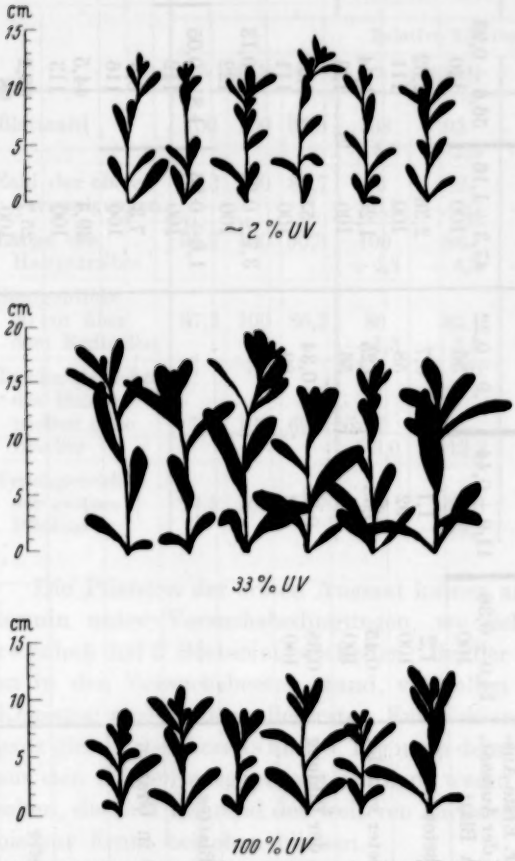

Abb. 17. *Camelina sativa*. 2. Aussaat. Stand der Entwicklung am 27. Juni. Die Pflanzen sind 42 Tage alt, sie stehen seit der Aussaat unter Versuchsbedingungen. Nach Fotografie gezeichnet.

Die einzelnen Daten finden sich in Tabelle 7. Wie schon bei *Arabidopsis* möchte ich auch hier auf die Werte für den Schötchenabstand innerhalb der Blütentraube hinweisen, bei denen das Verhältnis der 3 Beete zueinander ein anderes ist als bei den übrigen Merkmalen.

6. ***Leontodon autumnalis*** nimmt unter den übrigen Versuchspflanzen eine Sonderstellung ein. Während sich in der Entwicklung der meisten annuellen und perennierenden Pflanzen deutlich die vegetative von der reproduktiven Phase trennen läßt, blüht *Leontodon*, nachdem sich Ende Juni die ersten Blütenköpfe geöffnet haben, den ganzen Sommer gleichmäßig weiter; die letzten Blüten werden meist, auch im Tiefland, unter der Schneedecke begraben. *Leontodon* zeigt also innerhalb der Vegetationsperiode keine Abhängigkeit von dem Rhythmus des Auflaufens, Blühens und Fruchtens und eignet sich daher ausgezeichnet zum Studium

von jahreszeitlichen Einflüssen, da die Wirkung verschiedener Klimabedingungen nicht durch den endogenen Rhythmus der Pflanze verwischt wird. Bei annuellen Pflanzen lassen sich solche Jahreszeiteneinflüsse nur durch fortlaufende Aussaaten in kurzen Zeitabständen feststellen. Wie schon das Verhalten der zeitlich verschiedenen *Camelina*-Aussaaten zeigte, beanspruchen diese Fragen großes Interesse, sie sollten daher in künftigen Untersuchungen eingehender berücksichtigt werden. Einen ganz wesentlichen Vorteil als Versuchspflanze besitzt *Leontodon* außerdem dadurch, daß sich seine Pflanzen ausgezeichnet teilen und vegetativ vermehren lassen. Die beiden untersuchten Klone stammten von den Wiesen in Davos.

Am 8. Mai 1950, gleich nachdem der Garten schneefrei war, wurden die Pflanzen aus den Beeten herausgenommen, geteilt und in einem Abstand von 22 cm neu gepflanzt. Die Pflanzen hatten schon im Sommer 1949 in denselben Beeten gestanden und befanden sich somit bereits das 2. Jahr unter denselben Versuchsbedingungen, mit Ausnahme der Pflanzen im Beet mit der mittleren UV-Dosis, da dieses im Sommer 1949 23% weniger Gesamtstrahlungsintensität als die übrigen beiden Beete und statt 33% UV eine relative Dosis von 74% UV erhielt.

Die Untersuchung beschränkte sich bei *Leontodon* im wesentlichen auf die während bestimmter Zeitabschnitte innerhalb der Vegetationsperiode gebildete Zahl der Blütenköpfe und Stengel. Die Blätter wurden nur am Anfang der Vegetationsperiode kontrolliert, später war es zu zeitraubend, die 100—200 im Laufe des Sommers sich bildenden und später wieder verrottenden Blätter jeder Pflanze zu markieren; sollten sie doch nicht unnötig verletzt werden, um die Bildung von Wundhormonen zu vermeiden. Die Stengel wurden am Tag des Aufblühens des ersten Köpfchens mit farbigen Fäden gekennzeichnet und nach der Samenreife geerntet. Die Pflanzen begannen sofort nach dem Ausapern mit dem Blattwachstum, etwas später zeigten sich im Inneren der Rosette die ersten Blütenknospen.

Da die *Leontodon*rosetten viel Platz beanspruchen, war die Pflanzenzahl gering. Die Mittelwerte sind daher mit einer gewissen Ungenauigkeit behaftet; auf die Berechnung des mittleren Fehlers wurde deshalb auch verzichtet. Am unsichersten sind die Zahlen für den Beginn der Vegetationsperiode, wo die Blütenbildung noch langsamer erfolgte. Im ersten Untersuchungsabschnitt (s. Tabelle 8) beträgt die Anzahl aller Stengel der 6 Pflanzen eines Beetes beim 1. Klon 15—35, für die 3 Pflanzen des 2. Klons 3—8; im 2. Zeitabschnitt berechnen sich die Werte von Klon 1 aus insgesamt 60—80, für den Klon 2 aus 14—23 je Beet und im 3. Zeitabschnitt für Klon 1 aus 75—95 und für Klon 2 aus 23—27 Stengeln.

Die Länge der untersuchten Zeitabschnitte war bis zu einem gewissen Grad von der Zahl der Versuchspflanzen abhängig. Sie durfte

Tabelle 8. *Leontodon autumnalis.*

	Vom 25. Juni bis 21. Juli			Vom 21. Juli bis 19. August			vom 19. August bis 10. Oktober		
	Relative UV-Dosis der Beete								
	2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %	2 %	33 %	100 %
	Klon 1, n = 6.								
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Stengel	0,22	0,14	0,10	0,46	0,53	0,34	0,30	0,25	0,23
	100	65	43	100	115	75	100	81	75
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Blütenköpfe	0,45	0,31	0,21	0,93	1,27	0,96	0,87	0,79	0,86
	100	68	47	100	136	104	100	91	98
Durchschnittliche Länge des Stengels in Zentimeter	21,6	23,2	22,7	30,3	37,2	37,5	34,9	37,3	39,4
	100	107	105	100	123	124	100	107	113
Anzahl der Blütenköpfe je Stengel	2,04	2,13	2,20	2,04	2,41	2,80	2,89	3,24	3,81
	100	104	108	100	118	137	100	112	132
	Klon 2, n = 3.								
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Stengel	0,10	0,08	0,04	0,26	0,24	0,16	0,17	0,15	0,15
	100	75	38	100	91	61	100	85	85
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Blütenköpfe	0,35	0,24	0,09	1,25	1,15	0,70	0,95	0,78	0,64
	100	70	26	100	92	56	100	82	67
Durchschnittliche Länge des Stengels in Zentimeter	45,5	44,3	36,7	64,0	64,3	51,3	62,2	57,2	52,5
	100	97	81	100	100	80	100	92	84
Anzahl der Blütenköpfe je Stengel	3,38	3,17	2,33	4,74	4,76	4,36	5,52	5,30	4,35
	100	94	69	100	100	92	100	96	78
	vom 24. Mai bis 26. Juni			vom 26. Juni bis 15. Juli					
	Klon 1, n = 6.								
Zuwachs des Rosettendurchmessers je Tag und Pflanze in Zentimeter	0,96	0,92	0,76	0,70	0,72	0,66			
	100	96	79	100	103	94			
	Klon 2, n = 3.								
Zuwachs des Rosettendurchmessers je Tag und Pflanze in Zentimeter	1,66	1,40	1,00	1,18	1,24	0,90			
	100	84	60	100	105	76			

bei der geringen Pflanzenzahl nicht zu kurz gewählt werden, um noch brauchbare Mittelwerte zu erhalten. Den 3. Zeitabschnitt hätte man, wenn die Bedeutung eines Jahreszeiteneinflusses schon am Beginn der Untersuchungen vorauszusehen gewesen wäre, noch einmal unterteilen sollen.

Der obere Teil der Tabelle 8 enthält die Werte für Blütenköpfe und Stengel in den 3 Zeitabschnitten. In den ersten beiden Spalten jedes Klons stehen tägliche Zuwachswerte, in den beiden folgenden die Mittelwerte für den jeweiligen Zeitabschnitt. Für die im unteren Teil der Tabelle angeführten Zuwachswerte der Blätter wurde entsprechend ihrem früheren Wachstumsbeginn eine andere Zeiteinteilung gewählt.

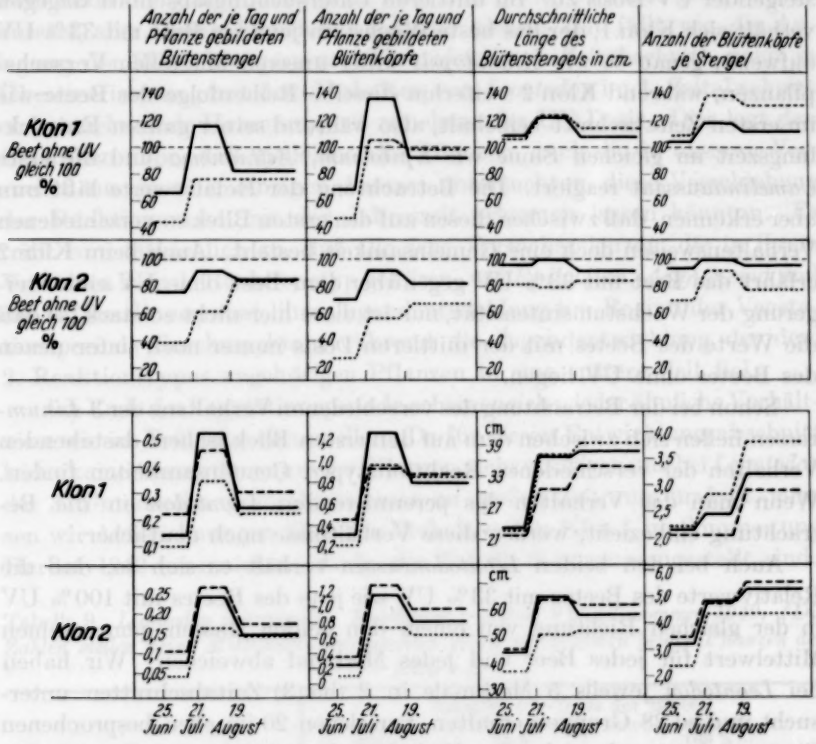
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Blütenstengel
Anzahl der je Tag und Pflanze gebildeten Blütenköpfe
Durchschnittliche Länge des Blütenstengels in cm.
Anzahl der Blütenköpfe je Stengel
Klon 1
Beet ohne UV gleich 100 %
Klon 2
Beet ohne UV gleich 100 %
Klon 1
Klon 2
cm.
25. Juni 21. Juli 19. August

Abb. 18. *Leontodon autumnaliss* L. Entwicklung der Pflanzen in den 3 Beeten mit verschiedener UV-Dosis in 3 Zeitabschnitten. Oben: Relativwerte; unten: Absolutwerte. — — — Ohne UV; — 33 % UV; - - - - 100 % UV.

In der Abb. 18 sind die Werte graphisch aufgetragen, und zwar entspricht die Länge der waagerechten Strecke der Länge des untersuchten Zeitabschnittes, für den der Mittelwert gilt, der durch die Lage der Strecke angegeben ist. Der obere Teil gibt die Relativwerte, wobei wiederum der jeweilige Wert des Beetes ohne UV gleich 100% gesetzt wurde.

Die Absolutwerte im unteren Teil der Abb. 18 lassen vor allem eine allgemeine Zunahme der Wachstumsintensität in den wärmsten Monaten und danach ein teilweises Absinken derselben im Herbst erkennen, was mit der gesteigerten Assimilationstätigkeit bei höheren Temperaturen

zusammenhängen dürfte. Aufschlußreicher für die uns beschäftigende Frage nach dem Einfluß verschieden hoher Dosen von ultravioletter Sonnenstrahlung ist der obere Teil der Abb. 18, auf dem die Relativwerte dargestellt sind. Die beiden Klone verhalten sich hinsichtlich der Zuwachswerte am Anfang und am Ende der Vegetationsperiode gleich: ohne UV zeigen sie das beste Wachstum, die Hemmung nimmt mit steigender UV-Dosis zu. Im mittleren Untersuchungsabschnitt dagegen verhält sich Klon 1, der das beste Wachstum jetzt im Beet mit 33% UV aufweist, genau so wie *Arabidopsis* unter unseren annuellen Versuchspflanzen, während Klon 2 weiterhin dieselbe Reihenfolge der Beete wie im ersten Zeitabschnitt beibehält, also während seiner ganzen Entwicklungszeit im gleichen Sinne wie *Epilobium*, *Aethionema* und die erste *Camelina*aussaat reagiert. Die Betrachtung der Relativwerte läßt nun aber erkennen, daß zwischen diesen auf den ersten Blick so verschiedenen Verhaltensweisen doch eine Gemeinsamkeit besteht. Auch beim Klon 2 erfährt das Beet mit 33% UV gegenüber dem Beet ohne UV eine Steigerung der Wachstumsintensität, nur ist diese hier nicht so stark, so daß die Werte des Beetes mit der mittleren Dosis immer noch unter denen des Beetes ohne UV liegen.

Schon bei der Betrachtung des verschiedenen Verhaltens der 3 *Linum*rassen ließen sich zwischen dem auf den ersten Blick isoliert dastehenden Verhalten der verschiedenen Reaktionstypen Gemeinsamkeiten finden. Wenn man das Verhalten des perennierenden *Leontodon* in die Betrachtung einbezieht, werden diese Verhältnisse noch deutlicher.

Auch bei den beiden *Leontodon*rassen verhält es sich so, daß die Relativwerte des Beetes mit 33% UV wie jene des Beetes mit 100% UV in der gleichen Richtung von einem den beiden Rassen gemeinsamen Mittelwert für jedes Beet und jedes Merkmal abweichen. Wir haben bei *Leontodon* jeweils 5 Merkmale in 2 (bis 3) Zeitabschnitten untersucht und so 28 Gruppen erhalten, von denen 20 im eben besprochenen Sinn reagieren; abweichendes Verhalten findet sich vor allem in den Gruppen, bei denen die Mittelwerte aus einer nur geringen Zahl berechnet wurden. Wenn sich diese Beobachtungen über das Verhalten mehrerer Rassen bei *Leontodon* auch nur auf ein geringes Pflanzenmaterial stützen, so gewinnen sie doch durch die Übereinstimmung mit dem Verhalten der annuellen Pflanzen, das wir vor allem bei *Linum* kennenlernten, an Bedeutung.

Aufschlußreich scheint die Betrachtung von *Leontodon* im Rahmen dieser Untersuchungen aber vor allem deshalb, weil man beim Klon 1 im zeitlichen Ablauf verfolgen kann, wie die ausschließlich hemmende UV-Wirkung im Frühjahr in eine fördernde Wirkung im Sommer übergeht. Das Verhältnis der Wachstumskurven der 3 Beete erfährt dabei eine ganz bestimmte Verschiebung gegeneinander und die Betrachtung

der Abb. 18 zeigt uns, daß dieses Verhältnis sich auch hier in dem schon bei *Linum* gefundenen Satz zusammenfassen läßt, daß nämlich das Beet ohne UV um so schlechter entwickelt ist, je besser die Pflanzen im Beet mit der vollen UV-Dosis wachsen.

Erinnern wir uns in diesem Zusammenhang an das Verhalten der 2. *Camelina*aussaat, bei der, wie beim Faserflachs, die Hemmung im Beet ohne UV größer war als im Beet mit 100% UV. Die 1. *Camelina*aussaat aber, deren Entwicklung in die gleiche Zeit fällt wie die Anlegung der Blütenknospen von *Leontodon* im 1. Zeitabschnitt, zeigt in Übereinstimmung mit dem Verhalten von *Leontodon* im 1. Zeitabschnitt eine zunehmende Hemmung mit zunehmender UV-Dosis. Dies legt den Gedanken nahe, daß vielleicht alle Pflanzen, auch die in unseren Versuchen nur in einer einzigen Aussaat untersuchten, diese Verschiebung der Reaktionsweise mit der Jahreszeit erkennen lassen könnten. Es trifft nun tatsächlich zu, daß alle jene Versuchspflanzen, die in ihrem Verhalten zum 1. Reaktionstyp gehören, wie *Epilobium*, *Aethionema* und die 1. *Camelina*aussaat, ihre Jugendentwicklung am Beginn der Vegetationsperiode durchmachten, während die Jugendentwicklung der dem 2. Reaktionstypus zugehörigen Pflanzen in eine spätere Zeit fiel.

Am Ende der Vegetationsperiode scheinen sich wieder ähnliche Verhältnisse wie im Frühjahr einzustellen. Da für diesen Entwicklungsabschnitt leider keine Aussaaten annueller Pflanzen mehr vorliegen und bei *Leontodon* der 3. Untersuchungsabschnitt einen zu großen Zeitraum umfaßt, müssen wir Aufzeichnungen über das Verhalten von Klon 1 im Sommer und Herbst 1949 heranziehen, die in der Tabelle 9 zusammengestellt sind.

Tabelle 9. *Leontodon autumnalis. Ergebnisse aus dem Versuchssommer 1949. (Die Zahlen stellen keine Mittelwerte dar, sondern geben die Summen beider Pflanzen des Klon 1.)*

	Relative UV-Dosis der Beete		
	2 %	74 %	100 %
Anzahl der von 2 Mutterpflanzen neu gebildeten Rosetten	20	23	13
Verzweigungen der Rosetten			
In der Zeit vom 28. 9. 49 bis zum 14. 10. 49 neu gebildete Blütenknospen. . .	9	1	0

Während die Neubildung der Tochterrosetten in die Mitte der Vegetationsperiode fällt und etwa Mitte Juli abgeschlossen ist und daher, wie auch bei den Zuwachswerten im mittleren Zeitabschnitt 1950, die beste Entwicklung im Beet mit der mittleren UV-Dosis vorliegt, zeigen die Zahlen der im Herbst 1949 neu gebildeten Blütenknospen die direkte Abhängigkeit von der Höhe der UV-Dosis, also ein dem ersten Reaktionstypus entsprechendes Verhalten.

D. Einige ergänzende Untersuchungen.

a) Freilandversuch mit Leontodon autumnalis.

Zehn *Leontodon*pflanzen des Klones 2, die im Vorjahre (1949) sämtlich im Beet ohne UV gewachsen waren, wurden am 8. Mai 1950 im Abstand von 25 cm auf ein freies Gartenbeet gepflanzt. Am 5. Juni, als die Rosetten einen durchschnittlichen Durchmesser (als Rosettendurchmesser wird die Summe der zwei längsten Blätter bezeichnet) von 25 cm erreicht hatten, wurden über den Mittelpunkt der Rosetten Glasscheibchen gesetzt, die einen Durchmesser von 5 cm hatten und auf Drahtbeinen standen. 5 Pflanzen erhielten Scheibchen aus UV-undurchlässigem Fensterglas, 5 solche aus UV-durchlässigem Uviolglas.

Tabelle 10. *Leontodon autumnalis, Klon 2, Freilandversuch. Täglicher Zuwachs des Rosettendurchmessers in cm. Der Vegetationspunkt und seine unmittelbare Umgebung sind mit verschieden UV-durchlässigen Gläsern abgedeckt. Die Blattrosette ist frei. n=5.*

	Bedeckung der Rosettenmitte	
	UV-undurchlässiges Fensterglas 5 cm ⌀	UV-durchlässiges Uviolglas 5 cm ⌀
5. Juni bis 28. Juni	$\frac{1{,}08 \pm 0{,}070}{100}$	$\frac{0{,}74 \pm 0{,}054}{69}$
28. Juni bis 7. Juli	$\frac{1{,}06 \pm 0{,}082}{100}$	$\frac{1{,}26 \pm 0{,}168}{117}$

Es sollte untersucht werden, inwieweit der Vegetationspunkt das den Ultravioletteinfluß aufnehmende Organ ist. Außer dem Vegetationspunkt lagen am Beginn der Untersuchungen, als der Rosettendurchmesser noch klein war, 10% Blattfläche mit unter den Glasscheibchen, zum Schluß waren es nur noch 2%. Die außer dem Vegetationspunkt mit unter die verschiedenen UV-Bedingungen fallende Blattfläche war also gering. Die Scheibchen waren so hoch über den Pflanzen angebracht, daß keine Verbrennungen auftraten.

Für den ersten Zeitabschnitt gilt: Differenz der Mittelwerte 0,34, $t = 3{,}85$, $p = 0{,}50\%$. Es kann also mit einiger Wahrscheinlichkeit gesagt werden, daß der Vegetationspunkt (und seine unmittelbare Umgebung) das für den Ultravioletteinfluß empfängliche Organ ist.

Das unterschiedliche Verhalten der Pflanzen in den beiden Zeitabschnitten entspricht aber auch in hohem Maße dem Verhalten der

Pflanzen in den gedeckten Versuchsbeeten und kann somit als Bestätigung dafür aufgefaßt werden, daß nicht irgendwelche zufällig vorhandene Klima- oder Bodeneinflüsse innerhalb der Beete, sondern tatsächlich die unterschiedlichen UV-Dosen die Wachstumsunterschiede verursachten.

b) Taraxacum officinale, Phyteuma orbiculare, Knautia silvatica.

Von den Versuchen des Vorjahres 1949 her befanden sich noch einige perennierende Pflanzen in den Beeten, deren Verhalten noch kurz besprochen werden soll, obwohl die geringe Pflanzenzahl keine ausreichende Sicherung der Werte gewährleistet. Das Untersuchungsmaterial jeder Art umfaßte mehrere Klone, deren jeder aus 3 Pflanzen bestand. In jedem Beet stand also von jedem Klon eine Pflanze. Die Mutterpflanzen der Klone waren bei *Knautia* und *Phyteuma* erst im Frühjahr 1950 geteilt worden, diejenigen von *Taraxacum* dagegen schon im Sommer 1949, so daß die einzelnen Pflanzen von *Taraxacum* im Gegensatz zu denen von *Knautia* und *Phyteuma* schon das 2. Jahr unter denselben UV-Bedingungen standen.

Wie schon bei der Besprechung von *Leontodon* erwähnt worden war, waren die Bedingungen im Sommer 1949 im Beet mit der mittleren UV-Dosis von denen im Sommer 1950 etwas unterschieden, da dieses Beet damals nur 77% der Gesamtstrahlung der beiden übrigen Beete bekam, dafür aber mit einer relativen UV-Dosis von 74% höher lag als 1950. Beim Ausapern im Frühjahr 1950 saßen die fertig ausgebildeten

Tabelle 11. *Taraxacum officinale.* $n = 5$.

	Relative UV-Dosis der Beete 1950		
	2 %	33 %	100 %
Zahl der Tage vom Ausapern bis zum Blühen	25,6 100	27,2 105	27,8 107
Stengellänge beim Aufblühen in Zentimeter	24,2 100	21,9 91	18,1 75
Stengellänge nach der Samenreife in Zentimeter	51,9 100	46,6 90	39,3 76
Blattlänge am 24. Mai in Zentimeter	13,5 100	13,2 98	10,0 74
	Relative UV-Dosis der Beete 1949		
	2 %	74 %	100 %
Zahl der Blütenköpfchen	9,2 100	5,6 61	4,6 50
Zahl der Blätter bis zur Blüte	48,6 100	32,8 67	28,4 58

Blütenköpfe wie in einem Nest zwischen den 2—3 cm langen Blättern der Rosette. Blattzahl und Zahl der Blütenköpfe sind demnach noch unter den herbstlichen Vorjahresbedingungen angelegt worden, weshalb diese beiden Werte, die bei einer größeren mittleren UV-Dosis gebildet worden waren, auch näher bei den Werten des Beetes mit 100% UV liegen als die für Blatt- und Stengellänge, die von den UV-Bedingungen im Sommer 1950 abhängig waren.

Taraxacum zeigt, wie es nach unseren bisherigen Überlegungen bei seinem frühen Wachstumsbeginn zu erwarten war, die beste Entwicklung im Beet ohne UV und zunehmende Hemmung mit zunehmender UV-Dosis; er gehört also dem ersten Reaktionstyp an. Die sich etwas später entwickelnden Pflanzen von *Phyteuma* und *Knautia* lassen schon Übergänge zum 2. Reaktionstypus mit der besten Entwicklung im Beet mit der mittleren Dosis erkennen.

Eine der Ursachen, die zu der engeren Fragestellung dieser Arbeit geführt hatte, waren die Beobachtungen über den unterschiedlichen Aufblühtermin in den Beeten verschiedener UV-Dosis bei *Knautia* im Sommer 1949 gewesen. Bei der Wiederholung des Versuches im Sommer

Tabelle 12. *Phyteuma orbiculare*. $n = 4$.

	Relative UV-Dosis der Beete 1950		
	2 %	33 %	100 %
Zahl der Tage vom Ausapern bis zum Blühen	48,6 100	49,0 101	50,7 104
Stengellänge in Zentimeter	33 100	30 91	23 70
Zahl der Blütchen je Blütenköpfchen	27 100	30 111	20 74

Tabelle 13. *Knautia silvatica*. $n = 5$.

	Relative UV-Dosis der Beete im Sommer 1949		
	2 %	74 %	100 %
Zahl der Tage vom Ausapern bis zur Blüte im Sommer 1949	71 100	79 111	86 121
	Relative UV-Dosis der Beete im Sommer 1950		
	2 %	33 %	100 %
Zahl der Tage vom Ausapern bis zur Blüte im Sommer 1950	60 100	61 102	63 105
Stengellänge in Zentimeter	44,0 100	45,2 103	43,4 99

1950 aber war dieser Unterschied weitaus geringer, so daß sich die Beete fast nicht mehr voneinander unterschieden.

In Tabelle 13 sind im Anschluß an die Zahlen für die Entwicklungsdauer im Sommer 1949 diejenigen für 1950 gegeben. 1949 liegen zwischen dem mittleren Aufblühtermin des Beetes ohne UV und desjenigen mit 100% UV 15 Tage, 1950 nur 3 Tage. Nachdem wir bei der Besprechung unserer Untersuchungen immer wieder auf den Einfluß der Jahreszeit aufmerksam wurden, taucht hier die Frage auf, welche der Klimabedingungen denn in den beiden Untersuchungsjahren so verschieden waren, daß daraus das wechselnde Verhalten von *Knautia* erklärt werden kann. Der Wachstumsbeginn war in beiden Jahren der gleiche (7. und 8. Mai), der Tageslängeneinfluß demnach derselbe. Die Gesamtstrahlungsmenge ist im Hochgebirge immer ausreichend. Der wesentlichste Unterschied der beiden Jahre lag darin, daß der Mai 1949 ungewöhnlich sonnenarm, der Mai 1950 dagegen überdurchschnittlich sonnenreich gewesen war. Parallel dazu verhielten sich die Temperaturen, wie aus der Tabelle 14 zu entnehmen ist.

Auffallend ist, daß gerade in dem Jahr, wo gleichzeitig mit der größeren Sonnenscheindauer auch eine größere Ultraviolettmenge auf die Pflanzen einwirkte, die Unterschiede zwischen den Beeten geringer, statt, wie zu erwarten, größer waren. Es muß demnach eine Wechselwirkung zwischen der einwirkenden UV-Menge und anderen Klimabedingungen vorliegen, und es liegt nahe, in unserem Fall in den großen Temperaturunterschieden den Grund für das Verhalten der Pflanzen zu sehen, zumal auch die klimatischen Bedingungen der verschiedenen Jahreszeiten im wesentlichen durch die unterschiedlichen Temperaturen gekennzeichnet sind. Es scheint mir daher richtig, in künftigen Untersuchungen der Wechselwirkung von Temperatur und Ultraviolettdosis besondere Aufmerksamkeit zu schenken, auch wenn GILLES (1939) der Temperatur in den Grenzen von 10—30° keinen Einfluß zuerkennen will.

Tabelle 14. *Vergleich der Temperaturen und der relativen Sonnenscheindauer am Anfang der Vegetationsperiode in den Jahren 1949 und 1950. (Werte aus der meteorologischen Beobachtungsstation des Observatoriums.)*

Dekade	Dekadenmittel der							
	Luft-temperatur °C		täglichen Temperatur-maxima °C		nächtlichen Temperatur-minima °C		relativen Sonnenschein-dauer in %	
	1949	1950	1949	1950	1949	1950	1949	1950
11.—20. Mai	6,0	9,5	9,4	15,0	—1,0	1,7	31	57
21.—31. Mai	10,5	11,6	14,4	16,9	3,6	2,5	34	58
1.—10. Juni	11,3	13,7	16,1	20,1	4,1	5,3	45	65
11.—20. Juni	10,4	13,5	15,9	18,7	3,1	5,8	49	51
21.—30. Juni	12,1	13,8	17,4	19,8	3,0	5,0	69	58
1.—10. Juli	13,4	16,5	18,4	23,0	5,9	8,9	56	59

c) Versuch auf dem Weißfluhjoch (2670 m über Meeresspiegel).

Die landläufige Meinung hält den Einfluß der mit der Meereshöhe zunehmenden Ultraviolettstrahlung für eine der Hauptursachen für den gedrungenen und kleinen Wuchs der Alpenpflanzen. So finden wir noch bei SCHUMACHER im Lehrbuch der Botanik für Hochschulen 1954 einen entsprechenden Hinweis, während Autoren wie WALTER (1951) und WENT (1944) den Einfluß des Ultraviolett auf die Ausbildung des alpinen Habitus der Pflanzen für gering halten oder ihn ganz ablehnen.

Einen kleinen Beitrag zu dieser Frage mögen die folgenden Beobachtungen geben. Im Sommer 1949 legte ich auf dem Weißfluhjoch ein 1 m² großes Beet an, das 25 cm tief mit Wiesenerde aus Davos-Dorf gefüllt war. Es wurde mit *Taraxacum off.*, *Knautia silv.* und *Geranium silv.* bepflanzt. Die in den Versuchsbeeten in Davos-Platz (1575 m über Meeresspiegel) wachsenden Vergleichspflanzen waren zwar nicht erbgleich, stammten aber vom selben Standort. Sowohl das Beet in Davos-Platz wie das auf dem Weißfluhjoch waren mit Fliegengitter bedeckt. Die Anordnung der Beete in Davos wurde bereits beschrieben. Auf dem Weißfluhjoch war der Fliegendraht, um die Pflanzen gegen Tierfraß zu schützen, auf einen 20 cm hohen Holzrahmen aufgespannt, der einen zusätzlichen Windschutz bot. Die Strahlungsminderung durch das Drahtgitter betrug an beiden Standorten etwa 30%. Wie die Zahlen der Tabelle 15 zeigen, waren die Pflanzen auf Weißfluhjoch zwar kleiner

Tabelle 15. *Vergleich des Pflanzenwachstums auf dem Weißfluhjoch (2670 m über Meeresspiegel) und in Davos-Platz (1570 m über Meeresspiegel) im Sommer 1950.* $n = 5$

	Weiß-fluhjoch	Davos-Platz
Taraxacum officinale, Stengellänge bei der Samenreife	25 cm	39 cm
Geranium silvaticum, Haupttrieblänge bis zur Verzweigung des Blütenstandes	12 cm	15 cm
Knautia silvatica, Haupttrieblänge	35 cm	43 cm

als jene in Davos, in ihrer üppigen Entwicklung aber wichen sie von dem gestauchten und niederliegenden Wuchs der freiwachsenden Alpenpflanzen ab.

Die Pflanzen auf Weißfluhjoch blieben während der Jahre 1950 bis 1953 sich selbst überlassen. Im Sommer 1953 bot sich ein wirklich üppiges Bild. Der Raum innerhalb des oben mit Fliegengitter bespannten Kastens war vollständig ausgefüllt mit ineinander verschlungenen, kräftig grünen Blättern und Stengeln. *Geranium silv.* zeigte kurz vor der Blüte eine Stengellänge von 50 cm und einen Stengeldurchmesser von 0,7 cm, während die *Taraxacum*pflanzen kräftige starke Stengel von über 65 cm

Länge aufwiesen und ihre Blätter durchschnittlich 50 cm lang waren. In derselben Höhenlage frei wachsende *Taraxacum*pflanzen zeigten, je nach dem Standort, Blattlängen von 5—15 cm, wobei die im Windschutz eines Steines oder unter ähnlichen Bedingungen wachsenden Exemplare am üppigsten entwickelt waren. Obwohl alle diese Zahlen entsprechend dem erbungleichen Material, den verschiedenen Bodenverhältnissen und den großen Klimaunterschieden nur Näherungswerte darstellen, geht doch aus ihnen hervor, daß die starke Ultravioletteinstrahlung im Hochgebirge zumindest nicht die Hauptursache des alpinen Wuchses ist, sondern solchen Faktoren wie Windschutz und Temperaturgang ein großer Anteil zukommt.

Meine Annahme, daß es sich bei der Überbewertung des UV-Einflusses auf den alpinen Habitus um eine nicht zulässige Übertragung von Ergebnissen handelt, die mit der Quecksilberlampe gewonnen wurden, deckt sich mit den von ökologischer Seite geäußerten Ansichten (Went 1944, Walter 1951).

E. Erörterung der Untersuchungsergebnisse.

Schon das Studium der Literatur zeigte, daß die Reaktion auf den Ultravioletteinfluß von Art zu Art und von Rasse zu Rasse variieren kann. Eltinge (1928) wies dies an 2 Rassen von *Coleus Blumei* nach, und Pirschle (1941) untersuchte 3 Rassen von *Arenaria serpyllifolia* und *Silene inflata* (wobei die tetraploiden nicht mitgezählt sind). In unseren Untersuchungen werden die angeführten Ergebnisse durch das Verhalten von je 3 Rassen von *Linum usitatissimum* und *Arabidopsis thaliana* und von 2 Klonen von *Leontodon autumnalis* ergänzt und bestätigt.

Im Gegensatz zu allen bisherigen Arbeiten wurden bei der vorliegenden Untersuchung zum erstenmal das einwirkende Sonnenultraviolett dosiert. Hinweise auf die Bedeutung einer Dosierung, allerdings ausschließlich im Anschluß an Bestrahlungsversuche mit der Quecksilberlampe, finden sich bereits bei Jacobi (1928), der feststellt, die Wirkung des Ultraviolett bestätige die Regel, daß schwache Reize die Lebenstätigkeit steigern, starke sie dagegen hemmen. Eltinge (1928) weist darauf hin, daß jede Pflanze für ihr bestes Wachstum ihren eigenen Ultraviolettbedarf habe, den man jeweils nur durch Versuche feststellen könne. Auch Gilles (1939) und v. Denffer (1951) kommen zu ähnlichen Feststellungen über die hemmende Wirkung starker und die fördernde Wirkung schwacher Dosen. Eine Reihe weiterer Arbeiten bestätigt die unterschiedliche Wirkung verschieden hoher UV-Dosen, ohne daß die Ergebnisse in allen Fällen von den Autoren schon richtig gedeutet wurden. Auch von medizinischer Seite wird in Arbeiten aus den Jahren 1934—1949 darauf hingewiesen, daß die Wirkung auf den

menschlichen Organismus je nach der Dosis der angewandten Bestrahlung eine gegensinnige sein kann (MEYER u. SEITZ 1949). So zeigen auch die vorliegenden Untersuchungen, daß die Ultraviolettstrahlung unter gewissen, noch näher zu bestimmenden Bedingungen fördernd, in anderen Fällen dagegen hemmend auf das Wachstum wirken kann.

Die untersuchten Pflanzen ließen sich den drei folgenden Reaktionstypen zuordnen, wobei sich eine zunehmende Hemmung in der aufgeführten Beetreihenfolge zeigte:

Erster Typus: 2% UV — 33% UV — 100% UV;
Zweiter Typus: 33% UV — 2% UV — 100% UV;
Dritter Typus: 33% UV — 100% UV — 2% UV.

Die durch einen Mangel an Ultraviolett gehemmten Pflanzen hatten dünne Stiele und gelbliche Blätter, die durch einen Überschuß an UV gehemmten Pflanzen dagegen waren gestaucht. Schon PIRSCHLE u. v. WETTSTEIN (1940) und SCHRATZ (1931 berichten von gleichen Hemmungserscheinungen.

Der Vergleich mehrerer Rassen einer Art ließ erkennen, daß das Fehlen von ultravioletter Strahlung auf eine Pflanze relativ stark hemmend wirkt, wenn dieselbe Pflanze durch eine große Ultraviolettdosis relativ wenig gehemmt wird. Entscheidend für das Ausmaß der Hemmung scheint demnach zu sein, wieweit sich die zu geringe oder zu große UV-Dosis von einem für die Pflanze unter bestimmten Bedingungen geltenden Optimum entfernt. Da unter natürlichen Verhältnissen immer mit einer gewissen Ultraviolettmenge zu rechnen ist, liegt es nahe, eine im Laufe der Evolution erfolgte Anpassung jedes Ökotypes an eine bestimmte Ultraviolettdosis anzunehmen.

Während sich alle Aussaaten unserer annuellen Versuchspflanzen einem der 3 Ökotypen zuordnen ließen oder Übergänge von einem Typ zu einem anderen zeigten, konnten wir an dem perennierenden *Leontodon autumnalis* im Laufe des Sommers einen Wechsel von dem einen Reaktionstypus zu einem anderen beobachten. *Leontodon* hat sich für die Beobachtung eines solchen Wechsels des Reaktionstypus als besonders geeignet erwiesen, da er keine begrenzte Blütezeit besitzt, sondern während 3—4 Monaten ununterbrochen neue Blüten bildet. Am Beginn des Wachstums nach dem Ausapern gehörte *Leontodon* ganz eindeutig zum ersten Reaktionstypus: 2% UV — 33% UV — 100% UV, im Laufe des Sommers nähern sich die Werte vom Beet mit 33% UV immer mehr denjenigen des Beetes mit 2% UV; beim Klon 1 überflügeln sie diese schließlich, so daß dieser Klon in der Mitte der Vegetationsperiode in ausgeprägter Weise dem 2. Reaktionstypus: 33% UV — 2% UV — 100% UV zugehört und in einem Merkmal sogar Übergänge zum 3. Reaktionstypus erkennen läßt. Am Ende der Vegetationszeit vertritt *Leontodon* wiederum den 1. Reaktionstypus.

Wir sehen also, daß am Anfang und Ende der Vegetationsperiode ausschließlich der erste Reaktionstypus vorhanden ist, während in deren Mitte neben dem ersten (*Leontodon*, Klon 2) der zweite und dritte Reaktionstypus auftritt. Am Beispiel der zwei aufeinanderfolgenden Aussaaten von *Camelina sativa* sahen wir nun, daß auch bei den annuellen Pflanzen ein solcher Wechsel der Reaktion bei ein und derselben Rasse eintreten kann: Ebenso wie *Leontodon* im ersten Zeitabschnitt vertritt die Frühjahrsaussaat von *Camelina* den ersten Typus, während die 3 Wochen später erfolgte Aussaat in ganz ausgeprägter Weise dem dritten Reaktionstypus zugehört. Betrachten wir daraufhin die übrigen Versuchspflanzen, so sehen wir, daß auch bei ihnen alle diejenigen, die am Beginn des Versuches ausgesät wurden, wie *Epilobium* und *Aethionema*, oder deren Hauptentwicklung in den Beginn der Vegetationsperiode fiel, wie *Taraxacum*, dem ersten Reaktionstypus zuzurechnen sind, die später ausgesäten Arten dagegen gehören zum Teil zum zweiten, wie die Rassen Rouen und Catania von *Arabidopsis thaliana* und die Rassen Beta 88 und *L. humile* von *Linum usitatissimum*, oder aber zum dritten wie der Faserflachs. Übergänge vom ersten zum zweiten Typus finden wir bei der *Arabidopsis*rasse Enkheim, bei *Knautia silv.* und *Phyteuma orbic.* und bei einigen Merkmalen der beiden *Linum*rassen Beta 88 und *L. humile*.

Die vorliegenden Ergebnisse lassen eine eindeutige jahreszeitliche Abhängigkeit der Reaktion der Pflanzen auf den Ultravioletteinfluß erkennen. Worin dieser Jahreszeiteneinfluß im einzelnen besteht, was z. B. auch die Tageslänge bedeutet, bleibt noch zu klären. In den Arbeiten anderer Autoren finde ich nur einen einzigen Hinweis auf eine bestehende Jahreszeitenabhängigkeit in der schon zitierten Fußnote von Metzner (1930). Wahrscheinlich spielen auch bei dem von Reinhold und Schulz (1929) berichteten verschiedenen Verhalten zweier Aussaaten der Radieschensorte Saxa und der drei Ernten von Buschbohnen ähnliche Verhältnisse mit.

Besteht eine Jahreszeitenabhängigkeit, so taucht im Anschluß an die vorhergegangenen Überlegungen die Frage auf, wie eine solche zustande kommt, d. h. ob es innerhalb der Entwicklung der Pflanzen Zeiten besonderer Sensibilität für die UV-Wirkung gibt. Eingehende Untersuchungen über diese Frage, allerdings mit dem Ultraviolett von Quecksilberlampen, machte Gilles (1930); Jacobis (1930) Beobachtungen beschränkten sich auf die Entwicklungszeit der Samen bis zum Austritt der Radikula. Gilles' Beobachtungen zeigen, daß die größte Sensibilität für den UV-Einfluß bei den Keimpflanzen besteht, bis sie eine Größe von 5 cm Länge erreicht haben, wobei je nach der Art die größte Sensibilität mehr am Anfang oder am Ende dieses Zeitraumes liegt. Tabelle 16 gibt eigene Beobachtungen aus meinen

Tabelle 16. *Übersicht über den Zeitraum, in dem der Reaktionstypus der einzelnen Pflanzen festgelegt wird.*

Reaktionstypus	Versuchspflanze	Aussaat	Zeitraum, in dem sich die Unterschiede zwischen den Beeten ausbildeten
I.	*Camelina sativa*, 1. Saat	24. 4. 50	10. Mai bis 30. Mai
	Epilobium parviflorum	24. 4. 50	2. Juni bis 23. Juni
	Aethionema saxatile	24. 4. 50	1. Juni bis 23. Juni
II.	*Arabidopsis thaliana*	12. 5. 50	12. Juni bis 26. Juni
III.	*Camelina sativa*, 2. Saat	16. 5. 50	1. Juni bis 20. Juni
II.	*Linum usit.*, Beta 88	6. 6. 50	20. Juni bis 4. Juli
III.	*Linum usit.*, Faserflachs	6. 6. 50	20. Juni bis 4. Juli
II.	*Linum humile*	11. 6. 50	24. Juni bis 6. Juli

Aufzeichnungen wieder, ohne daß eingehende Messungen vorliegen. In Übereinstimmung mit GILLES und im Hinblick auf die Jahreszeitenabhängigkeit der Reaktion auf den UV-Einfluß möchte auch ich eine besonders sensible Zeit während der Jugendentwicklung der Pflanzen annehmen, ohne aber eine spätere Beeinflußbarkeit der Pflanzen vollständig auszuschließen. Eine solche Zeit nochmaliger verstärkter Beeinflußbarkeit scheint besonders während der Ausbildung der Blüten wahrscheinlich, wie das Verhalten innerhalb der Blütenregion bei *Epilobium*, *Arabidopsis* und *Camelina* gezeigt hat.

Diese erhöhte Sensibilität eines einzelnen Organes in seiner Jugendentwicklung, wie wir sie für die Blütenknospen der eben erwähnten Pflanzen annehmen dürfen, scheint auch bei dem perennierenden *Leontodon* in erster Linie für die jahreszeitlichen Unterschiede seiner Reaktionsweise verantwortlich zu sein. Nehmen wir nämlich an, daß der Reaktionstyp für das Merkmal der täglich neu gebildeten Stengel zur Zeit der Knospenanlage festgelegt wird, dann stimmt das An- und Absteigen der Kurven für die Wachstumsintensität aller 3 Beete mit dem Zu- und Abnehmen der günstigsten Wachstumsbedingungen, und zwar vor allem der Temperatur, während einer Vegetationsperiode überein. Auf die mögliche Bedeutung des Temperatureinflusses wurde bei der Besprechung des auffällig verschiedenen Verhaltens von *Knautia* in den beiden Jahren 1949 und 1950 bereits aufmerksam gemacht.

Wenn man die vorliegenden Untersuchungsergebnisse betrachtet, wird man zu ganz bestimmten Vorstellungen über die Reaktionsweise der Pflanzen genötigt, aus denen sich wiederum die Richtung weiterer Untersuchungen ergibt. Die 3 Kurven der Abb. 19 zeigen, wie man sich die jahreszeitliche Änderung der Reaktionsweise vorstellen könnte, wenn für *Leontodon* eine größere Versuchspflanzenzahl und damit gesicherte Werte auch für kleinere Untersuchungsabschnitte vorgelegen hätten. Die einzelnen Werte, die zu den vorliegenden Kurven geführt haben, sind nicht in allen Fällen gegeneinander gesichert.

Die beiden *Leontodon*-Klone vertreten 2 verschiedene Typen, Klon 2 gehört auch im Sommer noch dem ersten Reaktionstypus zu, bei Klon 1 dagegen verschieben sich die einzelnen Kurven in der Weise gegeneinander, daß dieser Klon in der Mitte der Vegetationszeit den zweiten Typus vertritt. Die 3. Kurve ist auf Grund der Ergebnisse der beiden *Camelina*aussaaten in Anlehnung an die beiden *Leontodon*kurven konstruiert. Ziel künftiger Untersuchungen muß es sein, den tatsächlichen Verlauf dieser bis jetzt noch ungesicherten Kurven genau festzulegen. Ihr Verlauf im einzelnen wird dann wiederum Hinweise auf die Art des Jahreszeiteneinflusses geben können und damit zur Lösung der Frage beitragen, von welchem der Klimafaktoren, die einen Jahresgang besitzen, ein Zusammenspiel mit dem Ultravioletteinfluß anzunehmen ist.

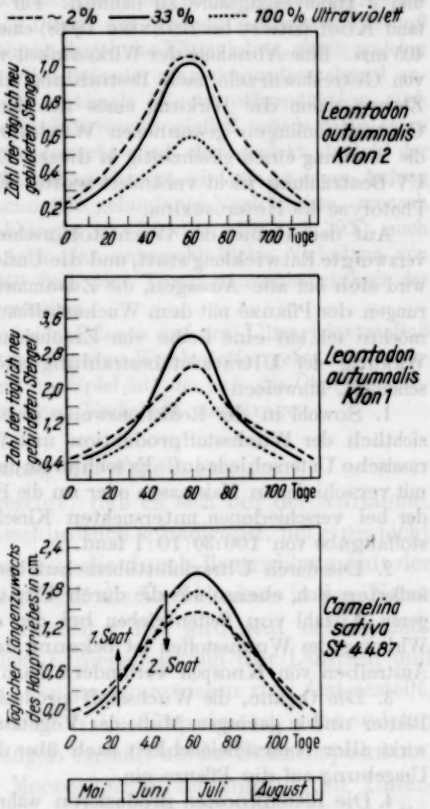
---- ~ 2 % —— 33 % ····· 100 % Ultraviolett
Zahl der täglich neu gebildeten Stengel
Leontodon autumnalis Klon 2
Leontodon autumnalis Klon 1
Täglicher Längenzuwachs des Haupttriebes in cm
Camelina sativa St 4487
1. Saat
2. Saat
0 20 40 60 80 100 Tage
Mai | Juni | Juli | August

Abb. 19. Kurven der Wachstumsintensität. Die unten eingezeichnete Monatseinteilung gibt die Zeit an, als die Knospen der jeweis untersuchten Stengel von Leontodon sichtbar wurden und die Camelinapflanzen der einzelnen Aussaaten drei Wochen alt waren (s. Text).

Zu erwähnen bleibt noch das Ergebnis des Freilandversuches mit *Leontodon*, bei dem der Mittelpunkt der Rosetten einer Zahl von Pflanzen mit verschieden UV-durchlässigem Glas abgedeckt wurde. Die Ergebnisse dieses Experimentes scheinen darauf hinzuweisen, daß das aufnehmende Organ für den UV-Einfluß der Vegetationspunkt und seine nähere Umgebung, also die jüngsten Blätter, sind. Damit kommen wir zu der Frage, zu welchen bereits bekannten Wirkungen des Ultraviolett sich das Verhalten unserer Versuchspflanzen in Beziehung setzen läßt. Von vorneherein ausschalten möchte ich dabei alle durch Ultravioletbestrahlung hervorgerufenen Schädigungen, da sie, wie bereits in der Einleitung betont wurde, nur dann auftreten, wenn bei der Bestrahlung mit Quecksilberlampen Qualität und Intensität der Strahlung nicht den natürlichen Verhältnissen entsprochen haben. Uns interessieren daher

nur die Wirkungen der mittelwelligen Ultraviolettstrahlung oberhalb der Wellenlänge von 289 mμ.

Außer der von BANCROFT und RUTZLER (1938) untersuchten Abhängigkeit gewisser Vorgänge bei der Anthocyanbildung von der Einwirkung ultravioletter Strahlung ist als wichtigste UV-Wirkung die Inaktivierung von Auxin-a-Lakton und β-Indolylessigsäure zu nennen. Für die Inaktivierung von Auxin-a-Lakton fand KÖGL (zitiert bei BÜNNING 1948) eine Wirksamkeit bis zu Wellenlängen von 405 mμ. Eine Abnahme der Wirksamkeit von Indolylessigsäure auf das Wachstum von Getreidewurzeln nach Bestrahlung mit Ultraviolett stellte VOGT (1951) fest. Ebenso nahm die Wirkung eines aus dem Extrakt von Roggen-, Weizen- und Gerstenkeimlingen gewonnenen Wuchsstoffes bei UV-Bestrahlung ab, während die Wirkung eines gleichzeitig in diesem Extrakt enthaltenen Hemmstoffes durch UV-Bestrahlung nicht verändert wurde. Eingehend studierte BRAUNER (1953) die Photolyse des Heteroauxins.

Auf dem Gebiet der Wuchsstofforschung findet heutzutage eine schnelle und verzweigte Entwicklung statt, und die Unsicherheit, die auf diesem Gebiet herrscht, wird sich auf alle Aussagen, die Zusammenhänge über irgendwelche Lebensäußerungen der Pflanze mit dem Wuchsstoffhaushalt vermuten, übertragen. Trotzdem möchte ich auf eine Reihe von Erscheinungen, die eine Beziehung zwischen der Wirkung der Ultraviolettbestrahlung und der Wuchsstoffwirkung aufzuzeigen scheinen, hinweisen:

1. Sowohl in der Reaktionsweise gegenüber Ultraviolettbestrahlung wie hinsichtlich der Wuchsstoffproduktion und Wuchsstoffempfindlichkeit treten große rassische Unterschiede auf. Es sei hier an die Versuche VAN OVERBEEKS (1935, 1938) mit verschiedenen Maisrassen oder an die Ergebnisse von MOEWUS (1948) erinnert, der bei verschiedenen untersuchten Kirschensorten Unterschiede in der Wuchsstoffabgabe von 100:30:10:1 fand.

2. Die durch Ultraviolettüberschuß hervorgerufenen Hemmungserscheinungen äußerten sich, ebenso wie die durch Ultraviolettmangel bedingten, in einer geringeren Anzahl von Seitentrieben bei den untersuchten Pflanzen. Auch von der Wirkung des Wuchsstoffes ist bekannt, daß ein Mangel und ein Überschuß das Austreiben von Knospen verhindern kann.

3. Die Organe, die Wuchsstoff produzieren, sind in erster Linie die jüngsten Blätter und in geringem Maße der Vegetationspunkt. Die Ultraviolettbestrahlung wirkt aller Wahrscheinlichkeit nach über den Vegetationspunkt und seine nähere Umgebung auf die Pflanze ein.

4. Die Blütenknospen produzieren während ihrer Jugendentwicklung reichlich Wuchsstoff. Bei unseren Versuchspflanzen haben wir immer wieder beobachten können, daß die Blütenregion auf die Ultraviolettbestrahlung nach eigenen Gesetzen reagiert.

5. Sowohl in der Wuchsstoffempfindlichkeit von Testpflanzen, wie in der Reaktionsweise unserer Versuchspflanzen gegenüber der Ultraviolettbestrahlung bestehen jahreszeitliche Schwankungen. Es sei hier vor allem auf die Tatsache hingewiesen, daß krautige Stecklinge zu ihrer Bewurzelung im Spätherbst, Winter und zeitigen Frühjahr eine etwa doppelt so hohe Wuchsstoffkonzentration benötigen als während des Sommers (SÖDING 1952).

v. DENFFER (berichtet bei VOGT, 1951) fand, daß mit Ultraviolett bestrahlte Pflanzen tatsächlich weniger Wuchsstoff enthielten als die unbestrahlten Kontrollpflanzen. Dieser Befund ergänzt die schon erwähnten Ergebnisse von KÖGL, VOGT und BRAUNER, daß Auxin-a-Lakton und Heteroauxin durch UV inaktiviert werden. Da die Wuchsstoffwirkung auf das Wachstum sich aus der Menge des produzierten abzüglich des vom UV zerstörten Wuchsstoffes ergibt, muß eine Pflanze, wenn sie

die für ihr Wachstum optimale Wuchsstoffmenge zur Verfügung haben will, demnach um so viel mehr Wuchsstoff produzieren, als an ihrem natürlichen Standort durch das Ultraviolett zerstört wird.

Man kann diese Anpassung in Verbindung bringen mit derjenigen, die für eine bestimmte Ultraviolettdosis vermutet wurde, und dann annehmen, daß die Hemmung der Pflanzen bei zu hohen Ultraviolettdosen auf einem Wuchsstoffmangel und die Hemmung bei zu niedrigen UV-Dosen auf einem Wuchsstoffüberschuß beruht. Da die Versuchspflanzen im Frühjahr durch das Ultraviolett, gleich welcher Dosierung, ausschließlich gehemmt wurden, könnte man dementsprechend annehmen, daß sie in dieser Jahreszeit die optimale Wuchsstoffproduktion noch nicht erreicht haben. Die Frage nach dem Jahreszeiteneinfluß würde dann so zu stellen sein, daß nach einem Klimafaktor gesucht wird, der bewirkt, daß in der Mitte der Vegetationsperiode mehr Wuchsstoff produziert wird als an deren Anfang und Ende. Sollten die bei der Haferkoleoptile gefundenen Verhältnisse, wonach die Wuchsstoffproduktion temperaturabhängig ist (Bünning 1948, S. 397), auch für die übrigen Pflanzen zutreffen? Auch das unterschiedliche Verhalten von *Knautia* in den Jahren 1949 und 1950 ließ eine Temperaturabhängigkeit der Reaktion auf den Ultravioletteinfluß vermuten.

Der Gedanke, daß bei der Reaktion der Pflanze auf den Ultravioletteinfluß eine Wechselwirkung zwischen temperaturbedingtem Wuchsstoffangebot und strahlungsbedingter Wuchsstoffzerstörung mit im Spiel ist, der sich die Ökotypen angepaßt haben, wird als Hypothese mit allem Vorbehalt vorgetragen.

F. Zusammenfassung der Ergebnisse.

An Hand der Literatur wird gezeigt, daß es sich bei der Annahme, die Ultraviolettstrahlung wirke ausschließlich schädigend, um eine nicht zulässige Übertragung von Ergebnissen, die durch Bestrahlung mit der Quecksilberlampe gewonnen wurden, auf die Verhältnisse in der Natur und besonders im Hochgebirge handelt. Es wird auf den grundsätzlichen Unterschied zwischen dem Linienspektrum der Lampen und dem kontinuierlichen Spektrum der Sonne hingewiesen und festgestellt, daß der Spektralbereich der gewöhnlich im Experiment verwendeten Lampen meist viel kürzere Wellenlängen enthält als das Sonnenspektrum.

Die im Freiland 1600 m über Meeresspiegel durchgeführten Untersuchungen umfaßten 3 Versuchsbeete mit praktisch völlig gleichen Bedingungen (durchschnittlicher Temperaturunterschied 0,7°, Unterschied der Gesamtstrahlung 3%), aber mit verschieden hohen Dosen von Sonnenultraviolett des Spektralbereiches 290—320 mμ. Die Ultravioletintensität des Beetes mit der höchsten Dosis wurde gleich 100% gesetzt, dementsprechend bekam das zweite Beet 33% und das dritte mit 2% so gut wie gar kein Ultraviolett. Diese Relativwerte entsprechen etwa 67%, 22% und 1,3% der Freilandintensität. Als Versuchspflanzen wurden *Epilobium parviflorum*, *Camelina sativa*, *Arabidopsis thaliana*, *Linum usitatissimum*, *Leontodon autumnalis* u. a. verwendet, bei denen Stengellänge und Stengeldicke gemessen, das Trockengewicht bestimmt, die Zahl der Blätter, Blüten und Verzweigungen und die Blütezeit festgestellt wurden. Außerdem wurden die Blattlängen im Freiland wach-

sender *Leontodon*rosetten gemessen, deren Mitten mit Gläsern verschiedener UV-Durchlässigkeit abgedeckt waren. Dabei ergaben sich folgende Resultate:

1. Sowohl verschiedene Rassen wie verschiedene Arten reagieren auf den Ultravioletteinfluß unterschiedlich; die Reaktionsweise ist also keine Arteigentümlichkeit. Auch die einzelnen Organe einer Pflanze verhalten sich nicht einheitlich. Einheitlich reagieren nur erbgleiche Individuen, wenn bei ihnen die gleichen Entwicklungsabschnitte in die gleiche Jahreszeit eines Versuchssommers fallen.

2. Die Ultraviolettstrahlung wirkt, je nach der gebotenen Dosis, hemmend oder fördernd auf das Pflanzenwachstum. Erhält eine Pflanze eine kleinere Dosis, als sie zu einem gewissen Zeitpunkt für ihre optimale Entwicklung benötigt, so erinnert ihr Aussehen an das schlecht ernährter oder notgereifter Pflanzen; erhält sie eine größere UV-Dosis, so zeigt sie einen gestauchten Wuchs und eine langsamere Entwicklung. Dabei bestehen folgende Beziehungen: Wird eine Pflanze durch das *Fehlen* von Ultraviolett relativ *stark* gehemmt, dann wird sie durch ein *Überangebot* von Ultraviolett relativ *wenig* gehemmt.

3. Die Reaktion der Pflanzen auf den Ultravioletteinfluß zeigt jahreszeitliche Unterschiede, die sich ebenso bei zu verschiedenen Zeiten ausgesäten einjährigen Pflanzen wie bei den zu verschiedenen Zeiten angelegten Organen perennierender Pflanzen feststellen lassen. Fällt die Jugendentwicklung der annuellen oder die Organbildung der perennierenden Pflanzen in das Frühjahr (dies gilt vermutlich auch für den Herbst), so wirkt die Ultraviolettstrahlung ausschließlich hemmend, fällt sie in den Sommer, so wirkt sie, je nach der Dosis und der individuellen Empfindlichkeit, sowohl hemmend wie fördernd. Es wird vermutet, daß die Reaktionsweise während einer für den Ultravioletteinfluß besonders sensiblen Phase festgelegt wird, die bei den einjährigen Pflanzen in der Zeit ihrer Jugendentwicklung und bei den perennierenden am Beginn der Entwicklung jedes einzelnen Organs liegen dürfte.

4. Die Ultraviolettstrahlung wirkt, wie die Freilandversuche mit *Leontodon* ergaben, wahrscheinlich über den Vegetationspunkt und seine nähere Umgebung auf das Wachstum ein.

5. Auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Ultraviolettwirkung und dem Wuchsstoffhaushalt der Pflanze wird hingewiesen.

Literatur.

ARTHUR, J. M., and E. K. HARVILL: Plant growth under continuous illumination from sodium vapor lamps supplemented by mercury arc lamps. Contrib. Boyce Thompson Inst. **8**, 433 (1937). — ARTHUR, J. M., and J. M. NEWELL: The killing of plant tissue and the inactivation of tobacco mosaic virus by ultraviolet radiation. Amer. J. Bot. **16**, 338 (1929). — BACH, H.: Bestrahlung mit der Quarzlampe „Künst-

liche Höhensonne". Leipzig 1929. — BANCROFT, W. D., and E. J. RUTZLER: The colloid chemistry of leaf and flower pigments. I. The precursor of the anthocyanins. J. Amer. Chem. Soc. **60**, 2738 (1938). — BEESKOW, H. C.: Some physiolocigal reactions of ultraviolet rays on plants. Report given at Nashville meeting of Amer. Soc. Plant Physiol 1927. — BONNIER, G.: L'Adaptation des Plantes au Climat Alpin. Paris 1895. — BRAUNER, L.: Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. Z. Bot. **41**, 291 (1953). — BÜNNING, E.: (1) In den Wäldern Nordsumatras. Bonn 1947. — (2) Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin u. Göttingen 1948, 1953. — (3) Über die Beschleunigung des Blühens in tropischen Gebirgen. Biol. Zbl. **67**, 3 (1948). — CHRIST, H.: Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879. — COBLENTZ, W. W.: Bioclimatic measurements of ultraviolet solar and sky radiation in Washington. D. C. 1941—1944. Bull. Amer. Meteorol. Soc. **26**, (1945). — DENFFER, D. v.: (1) Über das Zusammenwirken von Keimstimmung und täglicher Belichtungsdauer auf die Entwicklung von Sinapis und Hordeum. Jb. wiss. Bot. **88**, 79 (1939). — (2) Blühhormon oder Blühhemmung. Neue Gesichtspunkte der Physiologie der Blütenbildung. Naturwiss. **37**, 317 (1950). — DENFFER, D. v., u. LIESELORE SCHLITT: Blühförderung durch Ultraviolettbestrahlung. Naturwiss. **38**, 567 (1951). — DORNO, C.: Fortschritte in Strahlungsmessungen. Meteorol. Z. **39**, 303 (1922). — ELTINGE, ETHEL TABER: The effect of the ultraviolett radiation upon higher plants. Ann. Missouri Bot. Garden **15**, 169 (1928). — GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1950. — GILLES, E.: Effets des rayon ultraviolets sur les végéteaux supérieurs. Rev. gén. Bot. **51**, 327 (1939). — HAUSMANN, W., u. F. M. KUEN: Über die biologische Wirkung der von Oberflächen verschiedener Natur reflektierten ultravioletten Strahlung. Wien. klin. Wschr. **1934**. — JAKOBI, G.: Untersuchungen über die Wirkung des ultravioletten Lichtes auf Keimung und Wachstum. Beitr. Biol. Pflanzen **16**, 405 (1928). — KERNER v. MARILAUN, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863. — Das Pflanzenleben, 2 Bde, 2. Aufl. Leipzig u. Wien 1898. — KLUYVER, A. J.: Ist man berechtigt, die mit dem Ultraviolett der Herkeuslampe erzielten photochemischen Ergebnisse auf die bei der Pflanze im Sonnenlicht vor sich gehenden Prozesse ohne weiteres zu übertragen? Österr. bot. Z. **63**, 49 (1913). — KIRSCHBAUM, H.: Untersuchungen von Gartenrohgläsern auf ihre Lichtzerstreuung und Durchlässigkeit weißer, ultravioletter, sichtbarer und infraroter Strahlen. Schreibmaschinenexemplar aus der Biblioth. des Zentralamtes des dtsch. Wetterdienstes in der US-Zone in Bad Kissingen 1947. — KUCKUCK, H., u. A. MUDRA: Lehrbuch der allgemeinen Pflanzenzüchtung. Stuttgart 1950. — METZNER, P.: Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im ultravioletten Licht. Planta (Berl.) **10**, 308 (1930). — MEYER, A. E. H., u. E. O. SEITZ: Ultraviolette Strahlen. Ihre Erzeugung, Messung und Anwendung in Medizin, Biologie und Technik. Berlin 1949. — MÖRIKOFER, W.: (1) Meteorologische Strahlungsmeßmethoden. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. II, Teil 3. 1939. — (2) Das Strahlungsklima der Südschweiz. Ann. schweiz. Ges. Balneol. u. Klimatol. **38**, 99 (1947). — MOEWUS, F.: (1) Bestimmung des Wuchsstoff- und Hemmstoffgehaltes von Pflanzenextrakten. Züchter **19**, 108 (1948). — (2) Gebundener und freier Wuchsstoff in fleischigen Früchten. Planta (Berl.) **37**, 413 (1949). — OVERBEEK, J. VAN: (1) The growth hormon and the dwarf type of growth in corn. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **21**, 292 (1935). — (2) Auxin production in seedlings of dwarf maize. Plant. Physiol. **13**, 587 (1938). — PFLEIDERER, H.: Die bioklimatische Bedeutung der Strahlen. Die Welt der Strahlen. Herausgeg. von H. Woltereck. Leipzig 1937. — PIRSCHLE, K., u. F. v. WETTSTEIN: Einige vorläufige Beobachtungen über die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten und -qualitäten auf höhere Pflanzen unter konstanten Bedingungen. Biol. Zbl. **60**, 626 (1940). — Weitere Beobachtungen über den

Einfluß von langwelliger und mittelwelliger UV-Strahlung auf höhere Pflanzen, besonders polyploide und hochalpine Formen. (Stellaria, Epilobium, Arenaria, Silene.) Biol. Zbl. **61**, 425 (1941). — Popp, H. W.: A physiological study of the effect of light of various wave length on the growth of plants. Amer. J. Bot. **13**, 706 (1926). — Reinhold, J., u. F. Schulz: Untersuchungen über den Einfluß von Ultraviolett-Glassorten auf den Pflanzenertrag im Gartenbau. Gartenbauwiss. **2**, 40 (1929). — Rüttenauer, A.: Therapeutische Bestrahlungslampen. In Handbuch der Lichttechnik. Teil 2. Berlin 1938. — Schanz, F.: Versuche über die Wirkung ultravioletter Strahlen des Tageslichtes auf die Vegetation. Pflügers Arch. **181**, 229 (1920). — Schratz, E.: Einfluß künstlicher Beleuchtung auf höhere Pflanzen. Züchter **3**, 45 (1931). — Schulze, R.: Die biologisch wirksamen Komponenten des Strahlungsklimas. Naturwiss. **34**, 238 (1947). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Ergebnisse und Probleme der Wuchsstofforschung. Stuttgart 1952. — Stocker, O.: (1) Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbäume. Planta (Berl.) **24**, 402 (1935). — (2) Grundlagen einer naturgemäßen Gewächshauskultur. Stuttgart 1949. — Vogt, Ilse: Hemmstoff- und Wuchsstoffgehalt in Getreidewurzeln. Planta (Berl.) **40**, 145 (1951). — Voss, J.: Über den Einfluß verschiedener Strahlenarten auf die Entwicklung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Angew. Bot. **18**, 1 (1936). — Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil Standortlehre. Stuttgart 1951. — Went, F. W.: Plant growth under controlled conditions. II. Thermoperiodicity in growth and fruiting of the tomato. Amer. J. Bot. **31**, 135 (1944).

Dr. Ursula Brodführer, Gauting b. München, Mitterweg 35.

Planta, Bd. 45, S. 57—67 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

DER ATMUNGSVERLAUF ALTERNDER BLÄTTER UND REIFENDER FRÜCHTE*.

Von

F. EBERHARDT.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. September 1954.)

Für die Stoffwechselvorgänge, die sich bei der Fruchtreifung abspielen, ist eine vorübergehende Erhöhung der Atmungsintensität charakteristisch. Diese Erscheinung, die seit den Beobachtungen von KIDD und WEST an Äpfeln als „climacteric rise" bezeichnet wird, zeigt bei zahlreichen systematisch und morphologisch verschiedenartigen Früchten im Prinzip den gleichen Verlauf (Abb. 1).

Während der Periode des Wachstums und der Zellstreckung sinkt die Atmung langsam auf ein präklimakterisches Minimum ab (A). Danach setzt das Stadium des Ausreifens mit dem klimakterischen Anstieg ein (B). Mit dem Erreichen des klimakterischen Maximums (C) beginnt die Überreife (senescence), die von einer postklimakterischen Abnahme der Atmungsintensität begleitet wird (D). Ein derartiger Atmungsverlauf wurde unter anderem bei Äpfeln (KIDD u. WEST 1921), Birnen (KIDD, WEST, GRIFFITHS u. POTTER 1940), Bananen (WARDLAW u. LEONARD 1940), Pfirsichen und Pflaumen (ROUX 1940), Vogelbeeren (WOLF 1938) und bei der Avocado-Frucht (*Persea americana* × *P. drymifolia*; MILLERD, BONNER u. BIALE 1953) beobachtet. Die Steilheit des Atmungsanstieges, der zeitliche Verlauf und die relative Höhe des Maximums sind zwar je nach Pflanzenart und Außenbedingungen verschieden (vgl. BIALE 1950), in den wesentlichen Zügen besteht jedoch bei den genannten Früchten Übereinstimmung. In neuerer Zeit sind zusammenfassende Darstellungen über die Atmung reifender Früchte von BIALE (1950), PAECH (1952) und KOBEL (1954) gegeben worden.

Die Ähnlichkeit der physiologischen Vorgänge in reifenden Früchten und alternden Blättern, die sich besonders augenfällig in der Verfärbung äußert, führte zu der Frage, ob auch bei vergilbenden Blättern ein Atmungsklimakterium auftritt. Nach vorausgegangenen Beobachtungen über Beziehungen zwischen Atmung und Bildung von Anthocyanen in

* Herrn Prof. M. THOMAS, F. R. S., Newcastle-upon-Tyne, und Herrn Prof. Dr. K. PAECH, Tübingen, möchte ich für Anregungen und Hinweise zu dieser Arbeit aufrichtig danken.

Früchten und Blättern (EBERHARDT 1954) wurde die vorliegende Untersuchung des Atmungsverlaufes an Blättern während der herbstlichen Verfärbung durchgeführt.

Material und Methode.

Die Atmungsintensität von Blättern und Früchten in verschiedenen Stadien der Verfärbung wurde mit Hilfe der Warburg-Apparatur gemessen. Zu bestimmten Zeiten wurden den Fruchtständen von *Sambucus nigra* jeweils 10 Steinfrüchte, den gefiederten bzw. gefingerten Blättern von *Pterocarya caucasica* bzw. *Parthenocissus vitacea* und *Aesculus humilis* je eine Blattfieder bzw. ein Blattfinger entnommen.

Tabelle 1. *Vergleich des Sauerstoffverbrauches von verschiedenen Portionen grüner Steinfrüchte von Sambucus nigra aus der gleichen Trugdolde und grüner Fiedern eines Blattes von Pterocarya caucasica.*

Kubikmillimeter O_2 je 10 Früchte bzw. 10 cm² Blattfläche je Stunde.

Sambucus nigra	*Pterocarya caucasica*
71	122
68	120
68	
73	

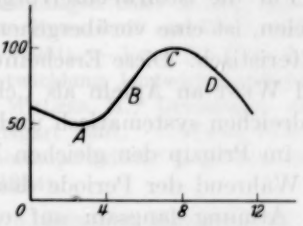

Abb. 1. Allgemeiner Verlauf der Atmung bei reifenden Früchten am Beispiel von Avocado (nach MILLERD, BONNER u. BIALE 1953). Abszisse: Tage nach der Ernte; Ordinate: relative Atmungsintensität. *A* präklimakterisches Minimum; *B* klimakterischer Anstieg („climacteric rise"); *C* klimakterisches Maximum; *D* Postklimakterium.

Die verwendeten Trugdolden bzw. Blätter wurden zu Beginn des Versuches an de Pflanze markiert. Da die Bäume im Freiland des Botanischen Gartens in Tübingen standen, unterlagen Blätter und Früchte während ihrer Vergilbung bzw. Reifung den natürlichen Außenbedingungen. Der hier wiedergegebene zeitliche Ablauf (Abszisse) der Alterungsprozesse ist deshalb von den klimatischen Faktoren der Versuchsjahre abhängig und stellt darum auch für die untersuchten Arten keine allgemeingültige zeitliche Beziehung dar. Die Messungen wurden in den Herbstmonaten der Jahre 1951 und 1953 durchgeführt.

Jeder Atmungstrog (Erlenmeyerform, 40 mm Bodendurchmesser) enthielt bei der Messung 10 Früchte oder 10 ausgestanzte Blattstücke von je 1 cm² Fläche (über den Einfluß von Schnitträndern auf die Atmung von Blattstücken vgl. EBERHARDT 1954). Der Boden der Warburg-Gefäße war mit feuchtem Filterpapier bedeckt. Jedes Gefäß enthielt im Außenraum 0,1 ml H_2O und im zentralen Einsatz 0,2 ml KOH (11%) bzw. die gleiche Menge Wasser. Die Temperatur des Wasserbades betrug 24° C. Als Bezugsgröße dienten 10 Früchte bzw. 10 cm² Blattfläche je Stunde. Die Vergleichbarkeit der Proben geht aus Tabelle 1 hervor. Den Versuchsreihen liegen Messungen an mehreren Blättern bzw. Fruchtständen zugrunde. Aus den grundsätzlich ähnlichen Resultaten ist je ein Beispiel wiedergegeben.

Das Atmungsklimakterium reifender Früchte.

Die meisten Untersuchungen, die sich mit der Atmung während der Fruchtreifung beschäftigen, wurden an lagernden Früchten nach der Ernte durchgeführt. In einzelnen Fällen setzt der Anstieg der Atmung überhaupt nur nach dem Abtrennen der Früchte ein. So bleiben die Früchte von Avocado (Millerd, Bonner u. Biale 1953) im präklimakterischen Zustand, solange sie am Baume hängen. Nach der Ernte sinkt die Atmung zunächst noch langsam ab. Etwa 3 Tage später ist das präklimakterische Minimum erreicht. Es folgt der Reifungsanstieg, der nach weiteren 5 Tagen seine größte Höhe erreicht (Abb. 1). Für diese Frucht trifft also zu, was Biale (1950) als gemeinsames Charakteristikum der meisten Früchte mit Atmungsklimakterium herausgestellt hat: "... that they undergo ripening after being harvested horticulturally mature." Biale fügt hinzu, daß Äpfel das Atmungsklimakterium auch am Baum durchmachen (Kidd u. West 1945). Dieser Fall ist keine Ausnahme, wie unter anderem die Untersuchungen an Früchten von *Sorbus hybrida* (Wolf 1938) und *Sambucus nigra* (Abb. 2) zeigen. Das Beispiel der Holunderfrüchte läßt erkennen, daß nicht nur die Reifung auf dem Lager, die vor allem an ernährungswirtschaftlich wichtigen Früchten studiert wurde, sondern daß auch die Reifung am Baum bzw. Strauch mit einem klimakterischen Atmungsanstieg verläuft. Dabei fällt die Atmungsintensivierung mit der Ausbildung der Vacuolenpigmente zusammen. Diese Beziehung ist ein Beispiel für die Tatsache, daß die Synthese von Anthocyanen an einen verstärkten Stoffumsatz geknüpft ist (Eberhardt 1954). Der respiratorische Quotient steigt während der Reifung von 1,00 auf über 1,20 an, eine Erscheinung, die auch bei zahlreichen anderen Früchten beobachtet wurde (Wolf 1938, vgl. Paech 1952) und die möglicherweise mit der Veratmung von Fruchtsäuren im Zusammenhang steht. Auch eine verstärkte Beteiligung von anaeroben Prozessen ist denkbar. Der RQ 1,55 in den geschrumpften Holunderfrüchten deutet bereits auf einen

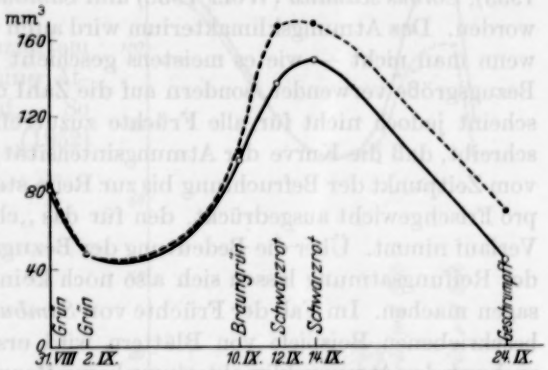

Abb. 2. Atmung von Holunderfrüchten während der Reifung am Strauch. Abszisse: Zeit; Reifungsgrad durch Fruchtfarbe angedeutet. Ordinate: mm³ O_2 bzw. CO_2 je 10 Früchte je Stunde. O_2 o———o, CO_2 ●- - - -●.

Gewebezerfall hin, bei dem neben oxydativen auch anaerobe Vorgänge ablaufen.

In der Mehrzahl der untersuchten Fälle, vor allem in den älteren Arbeiten, wird die Atmungsintensität der Früchte als CO_2-Ausscheidung gemessen und auf das Frischgewicht bezogen. Da das entwickelte Kohlendioxyd auch aus anaeroben Prozessen stammen kann, wird man von einem Atmungsanstieg im strengen Sinne nur dann sprechen können, wenn auch der Sauerstoffverbrauch in gleicher Weise erhöht ist. Das ist unter anderem für Avocado (Millerd, Bonner u. Biale 1953), *Sorbus scandica* (Wolf 1938) und *Sambucus nigra* (Abb. 2) gezeigt worden. Das Atmungsklimakterium wird auch dann deutlich erkennbar, wenn man nicht — wie es meistens geschieht — das Frischgewicht als Bezugsgröße verwendet, sondern auf die Zahl der Früchte bezieht. Das scheint jedoch nicht für alle Früchte zuzutreffen; denn Nitsch (1953) schreibt, daß die Kurve der Atmungsintensität, auf die Frucht bezogen, vom Zeitpunkt der Befruchtung bis zur Reife stetig ansteigt, daß sie aber, pro Frischgewicht ausgedrückt, den für das „climacteric rise" typischen Verlauf nimmt. Über die Bedeutung der Bezugsgröße für das Phänomen der Reifungsatmung lassen sich also noch keine allgemeingültigen Aussagen machen. Im Fall der Früchte von *Sambucus* und der im folgenden beschriebenen Beispiele von Blättern wird ersichtlich, daß die Untersuchung des Atmungsklimakteriums keine Bezugnahme auf das Gewicht erfordert.

Das Atmungsklimakterium alternder Blätter.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei reifenden Früchten finden wir bei Blättern in der Entwicklungsperiode vor dem Laubfall. Die bei der Farbstoffbildung hervortretende Analogie zwischen reifenden Früchten und alternden Blättern (Seybold 1943) hat auch im Atmungsstoffwechsel eine bemerkenswerte Parallele. Die Atmungsphänomene während der Fruchtreifung und der Laubvergilbung sind zwar noch wenig unter diesem vergleichenden Gesichtspunkt untersucht worden; bereits seit der Jahrhundertwende liegen jedoch Hinweise auf das Vorkommen eines Atmungsanstieges in vergilbenden Blättern vor. Es handelt sich dabei in fast allen Fällen um Untersuchungen des Atmungsverlaufes an abgeschnittenen Blättern unter Hungerbedingungen. F. F. Blackman hat wohl zum ersten Mal eine derartige Atmungskurve von abgetrennten, verdunkelten Kirschlorbeerblättern beschrieben (zit. bei Godwin und Bishop 1927). Godwin und Bishop haben Blätter von *Prunus laurocerasus* mit den Blattstielen in Wasser getaucht und so bei 20,8° C über mehr als 3 Wochen im Dunkeln gehalten. Die Messung der CO_2-Abgabe läßt dabei einen Anstieg erkennen, der dem „climacteric rise" reifender Früchte ähnlich ist und in die Zeit des raschesten Vergilbens fällt. Diese

Ergebnisse wurden später von AUDUS (1941) in anderem Zusammenhang am gleichen Objekt bestätigt. Entsprechende Verhältnisse bezüglich Atmung und Vergilbung fand KROTKOV (1939) am Primärblatt von *Triticum compactum* HOST. Auch in diesen Versuchen wurde an abgeschnittenen, im Dunkeln in destilliertem Wasser gehaltenen Blättern die CO_2-Abgabe (je Frischgewicht) gemessen. Das verdunkelte Weizenblatt kommt bereits sehr viel früher zum Atmungsanstieg als das Blatt von *Prunus laurocerasus*, eine Tatsache, die der Kurz- bzw. Langlebigkeit der beiden Blätter entspricht.

Bei künstlich induziertem Laubfall tritt ebenfalls eine Atmungsintensivierung auf. So haben HALL u. LANE (1952)

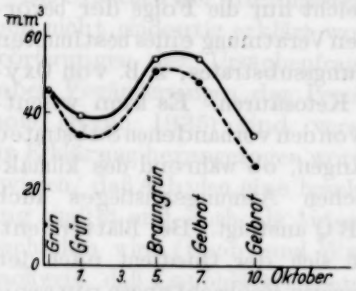

Abb. 3.

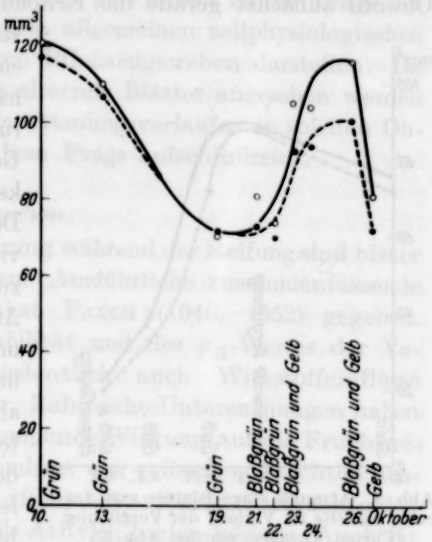

Abb. 4.

Abb. 3. Atmung eines Blattes von *Parthenocissus vitacea* in der Periode der Laubverfärbung. Abszisse: Zeit; Ordinate: mm^3 O_2 bzw. CO_2 je 10 cm^2 Blattfläche je Stunde. (Übrige Daten wie bei Abb. 2.)

Abb. 4. Atmung eines Blattes von *Pterocarya caucasica* während der Verfärbung am Baum. (Übrige Daten wie bei Abb. 3.)

bei Blattstücken von Baumwollblättern nach dem Besprühen mit einem handelsüblichen Defolians (Natriumchlorat-Pentaborat) eine etwa doppelt so große Atmungsintensität gemessen wie bei den unbehandelten Kontrollen, wobei der RQ ziemlich unverändert nahe bei 1 bleibt.

Der Atmungsverlauf bei Blättern von *Parthenocissus vitacea* (Abb. 3) und *Pterocarya caucasica* (Abb. 4) zeigt einen klimakterischen Atmungsanstieg, der bei *Parthenocissus* mit der Anthocyanproduktion zusammenfällt (vgl. *Sambucus*; EBERHARDT 1954). Bei den hellgelb werdenden Blättern von *Pterocarya* scheinen in der Phase des Anstieges nur die Chlorophylle abgebaut zu werden; die Gelbfärbung tritt erst nach dem eigentlichen „climacteric rise" zu Tage. Bei *Aesculus humilis* (Abb. 5) ist der Anstieg nicht so deutlich wie bei den anderen Blättern. Wahrscheinlich war bei Versuchsbeginn das präklimakterische Minimum

bereits überschritten. Auch bei *Aesculus* fällt die Kurve — ähnlich wie bei *Pterocarya* — mit beginnender Vergilbung schon wieder ab.

Der Atmungsverlauf der herbstlichen Blätter unterscheidet sich von demjenigen reifender Früchte dadurch, daß der RQ niemals über 1 ansteigt. Der Quotient hält sich allgemein unter 1 und unterliegt dabei nur geringen Schwankungen. Der bei reifenden Früchten oft beobachtete Anstieg des RQ tritt bei vergilbenden Blättern also nicht auf. Obwohl zunächst gerade die Erhöhung der CO_2-Abgabe während der Reifung zu der Vorstellung von einem „climacteric rise" beigetragen hat, so scheinen doch die Veränderungen des RQ bei dem verstärkten Gaswechsel in alternden Geweben kein allgemeines Merkmal zu sein. Der Anstieg des RQ in Früchten ist vielleicht nur die Folge der bevorzugten Veratmung eines bestimmten Atmungssubstrates, z. B. von Oxy- und Ketosäuren. Es kann wesentlich von den vorhandenen Substraten abhängen, ob während des klimakterischen Atmungsanstieges auch der RQ ansteigt. Bei Blättern entfernt sich der Quotient nach den bisherigen Beobachtungen nur wenig von der Einheit. Man kann jedoch den Anstieg des RQ, wie er bei reifenden Früchten gefunden wird, auch bei Blättern künstlich nachahmen, wenn Blattgeweben entsprechende Substrate infiltriert werden. Verwendet man dazu z. B. den filtrierten Saft aus Brombeeren, dessen Säuregehalt überwiegend aus Isocitronensäure besteht (vgl. BONNER 1950, NITSCH 1953), so atmen die Blattstücke 2—3 Std nach der Infiltration mit einem RQ, der nahezu dem theoretischen Wert für die Säure entspricht (Gleichung 1 und Tabelle 2).

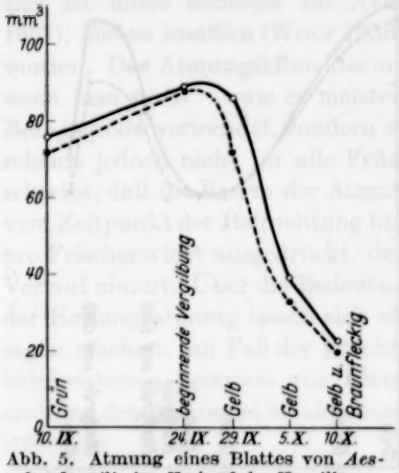

Abb. 5. Atmung eines Blattes von *Aesculus humilis* im Verlauf der Vergilbung. (Übrige Angaben wie bei Abb. 3.)

$$\underset{\text{(Isocitronensäure)}}{2\,C_6H_8O_7} + 9\,O_2 = 12\,CO_2 + 8\,H_2O;\quad RQ = \frac{12}{9} = 1{,}33 \qquad (1)$$

Tabelle 2. *Atmung von Blattstücken nach Infiltration mit Brombeersaft bzw. Wasser.* Kubikmillimeter Gas je 6 cm² Blattfläche je Stunde. Vergleichbare Proben aus dem gleichen Blatt.

	Hedera helix, grün			*Saxifraga crassifolia*, rote Blattabschnitte		
	O_2	CO_2	RQ	O_2	CO_2	RQ
Brombeersaft	27,9	38,5	1,38	59,4	76,6	1,31
Wasser	26,3	27,6	1,05	57,0	55,5	0,98

Auffallend ist dabei, daß trotz des zusätzlichen Substrates die Atmungsintensität, gemessen am O_2-Verbrauch, nicht wesentlich erhöht ist. Das scheint darauf hinzudeuten, daß durch die Zufuhr der organischen Säuren die Veratmung des endogenen Kohlenhydratsubstrates zurückgedrängt wird und die gefütterten Säuren bevorzugt veratmet werden.

Das Auftreten eines Atmungsklimakteriums sowohl bei reifenden Früchten als auch bei alternden Blättern gibt Anlaß zu der Frage, ob solche Stoffwechselaktivierungen einen allgemeinen zellphysiologischen Vorgang im Verlauf des Alterns von Pflanzengeweben darstellen. Da Blütenblätter in gewisser Weise als alternde Blätter angesehen werden können, wäre eine Untersuchung des Atmungsverlaufes an solchen Objekten vielleicht im Hinblick auf diese Frage aufschlußreich.

Diskussion.

Die Ursachen der Atmungssteigerung während der Reifung sind bisher noch nicht eindeutig erklärt worden. Ausführliche zusammenfassende Erörterungen der Ursachenfrage hat Paech (1940, 1952) gegeben. Neben Veränderungen der Permeabilität und des p_H-Wertes der Vacuole (Kidd 1935) sind verschiedentlich auch Wirkstoffeinflüsse zur Erklärung herangezogen worden. Zahlreiche Untersuchungen haben erwiesen, daß Äthylen eine beschleunigende Wirkung auf die Fruchtreifung ausübt und auch als Autostimulans von reifenden Früchten ausgeschieden wird (Kidd und West 1945). Pratt (1954) erbrachte den Nachweis, daß Laubblätter ebenfalls Äthylen bilden können. Auch für Blütenblätter von *Taraxacum* liegen positive Resultate vor (vgl. Paech 1950). Neuere Untersuchungen von Biale und Mitarbeitern (1954) deuten allerdings darauf hin, daß Äthylen nicht die Ursache des Atmungsanstieges ist. Die Anhäufung von CO_2 als Folge des erschwerten Gasaustausches in den Geweben der voluminösen Früchte kann kaum für den Anstieg der CO_2-Abgabe bei der Reifung verantwortlich sein, denn analoge Atmungscharakteristika treten auch bei den Blattgeweben auf, die ja bezüglich ihrer Volumenverhältnisse keine solchen Veränderungen wie Früchte durchmachen.

Bei der Untersuchung der enzymatischen Veränderungen während der Fruchtreifung haben sich in jüngster Zeit neuartige Gesichtspunkte für die Erklärung des „climacteric rise" ergeben. Aus Avocado-Früchten der Varietät Fuerte *(Persea americana* × *Persea drymifolia)* wurden Zellpartikel gewonnen, die auf Grund ihrer Eigenschaften als Mitochondrien angesehen werden dürfen. Millerd, Bonner u. Biale (1953) konnten zeigen, daß das Absinken der Fruchtatmung auf ein präklimakterisches Minimum nicht auf einem Aktivitätsverlust der Mitochondrienenzyme, sondern wahrscheinlich auf einer Begrenzung der Atmung durch

einen Mangel an verfügbaren Phosphatacceptoren beruht. Im allgemeinen sind die Oxydoreduktionen in der Zelle mit dem System der Phosphatübertragung gekoppelt. Die bei der Atmung frei werdende Energie wird zu einem großen Teil in Form von Phosphatbindungen festgelegt. Für die Aufnahme des anorganischen Phosphates in die energiereiche Phosphatbindung müssen organische Acceptoren wie ADP vorhanden sein. Liegt nur eine geringe Menge an geeigneten Acceptoren für Phosphat vor, so wird infolge der bestehenden Koppelung zwischen Phosphorylierung und Oxydation die Atmungsintensität auf ein niedriges Niveau begrenzt. In diesem Zustand befindet sich das Avocado-Gewebe während des präklimakterischen Minimums.

Durch 2,4-Dinitrophenol (DNP) lassen sich Phosphorylierung und Oxydation entkoppeln (vgl. Eberhardt 1952; zum Wirkungsmechanismus s. Witter, Newcomb u. Stotz 1953). Unter Einwirkung von DNP kann deshalb ein Gewebe, dessen Atmung durch den Mangel an ADP begrenzt wird, in verstärktem Maße atmen. So wird der O_2-Verbrauch von Avocado-Gewebeschnitten aus präklimakterischen Früchten durch DNP (10^{-4} und 10^{-5} mol) zum Teil um 100% erhöht. Andererseits kann bei Gewebe im Zustand des Reifungsmaximums durch DNP die Atmung nicht mehr gesteigert werden. Diese Tatsache spricht dafür, daß eine Atmungsbegrenzung durch ADP-Mangel nur in der präklimakterischen Frucht vorliegt. Infolgedessen ergibt sich die Frage: Wodurch wird diese Beschränkung der Atmung beim Einsetzen des „climacteric rise" in der reifenden Frucht aufgehoben?

Millerd, Bonner u. Biale diskutieren zwei Möglichkeiten: Entweder wird der Gehalt an Phosphatacceptoren vermehrt, oder Phosphorylierung und Oxydation werden entkoppelt. Das bedeutet mit anderen Worten: Entweder ist die Reifung mit dem Verbrauch energiereicher Bindungen und deshalb mit einem verstärkten Umsatz von ATP in ADP verbunden, oder es werden während der Reifung in der Frucht Substanzen gebildet, die wie DNP die Abhängigkeit der Atmung von der Phosphorylierungskapazität aufheben. Eine biologische Substanz mit dieser Eigenschaft ist bis jetzt nur aus tierischen Geweben bekannt geworden. Das Schilddrüsenhormon Thyroxin wirkt wie DNP (Martius u. Hess 1951). Millerd, Bonner u. Biale konnten nun auch in Avocado-Früchten während des „climacteric rise" Stoffe nachweisen, die DNP-ähnliche Wirkungen entfalten. Nach Ansicht dieser Autoren müßte sich die Vorstellung, der Reifeprozeß sei ein Entkoppelungsvorgang von Phosphorylierung und Oxydation, daran nachprüfen lassen, ob Verbindungen, die wie DNP eine solche Entkoppelung herbeiführen, auch andere charakteristische Reifungserscheinungen einleiten oder hervorrufen können.

Mit dem „climacteric rise" der Früchte sind in der Regel zahlreiche synthetische Prozesse zeitlich verbunden. So steigt der Proteingehalt in reifenden Äpfeln während des Atmungsklimakteriums an (HULME 1954a). Auch die Duft- und Geschmacksstoffe vieler Früchte werden während dieser Phase ausgebildet. Eine ganze Reihe von sekundären Pflanzenstoffen tritt in Erscheinung: Ascorbinsäure, Parasorbinsäure, Wachse, Anthocyane, Polyenfarbstoffe (vgl. PAECH 1950, 1952). Wir wissen nun aber, daß die Bildung dieser Stoffe im allgemeinen eine normale Energieverwertung, d. h. eine Koppelung von Phosphorylierung und Oxydation voraussetzt. Durch DNP wird diese synthetische Verwertung der bei der Atmung freigesetzten Energie ausgeschaltet. So konnte z. B. für die Anthocyane mehrfach gezeigt werden, daß die Farbstoffbildung — wenigstens in vegetativen Organen — durch DNP verhindert wird (STADLER 1942, EDDY 1949, THIMANN, EDMONDSON u. RADNER 1951, EBERHARDT 1954). Die energiebedürftige Synthese solcher Verbindungen während des „climacteric rise" kann demnach mit der Vorstellung von einer Entkoppelung in dieser Entwicklungsperiode nicht erklärt werden. Vielmehr sprechen gerade diese Beobachtungen für die erste der von MILLERD, BONNER u. BIALE diskutierten Möglichkeiten. Der Gedanke, daß der Atmungsanstieg bei der Fruchtreifung Ausdruck eines positiven, synthetischen Stoffwechselgeschehens und nicht einer Desorganisation im Sinne der Entkoppelung ist, hat in neuester Zeit auch experimentelle Stützen gefunden. HULME (1954b) weist darauf hin, daß der erhöhte Verbrauch energiereicher Phosphatbindungen im Zuge der Proteinsynthese einen Faktor darstellt, der an dem Atmungsanstieg reifender Äpfel regulierend beteiligt ist. Das Absinken des Verhältnisses ATP/ADP vergrößert die Phosphorylierungskapazität und damit den oxydativen Umsatz. Auch PEARSON und ROBERTSON (1954) halten die Veränderung des Quotienten ATP/ADP für den maßgebenden Faktor bei der Regulation der Reifungsatmung. Die mit DNP an Äpfeln beobachteten Effekte fügen sich dieser Vorstellung zwanglos ein. Danach bleibt die Atmung in allen Stadien der Reifung mit dem System der Phosphatübertragung gekoppelt, und die Veränderungen in der Atmungsintensität werden von der wechselnden Bilanz zwischen ATP und ADP bestimmt.

Zusammenfassung.

Die charakteristischen Züge der Atmung von reifenden Früchten werden beschrieben. Bei Blättern in der Entwicklungsperiode vor dem Laubfall konnte ein Atmungsverlauf festgestellt werden, der demjenigen reifender Früchte in wesentlichen Teilen entspricht. Das Phänomen des „climacteric rise" bei Früchten und Blättern wird verglichen. Es wird hervorgehoben, daß ein klimakterischer Atmungsanstieg nicht allein bei

Früchten, die auf dem Lager reifen, sondern ebenso während der Baumreife auftritt. Die für die Reifungsatmung kennzeichnende Atmungskurve ergibt sich auch dann, wenn man die Atmungsintensität nicht wie üblich auf das Frischgewicht, sondern auf die Zahl der Früchte (bzw. auf die Blattfläche) bezieht. Der Anstieg der Atmungsintensität fällt bei Holunderfrüchten und *Parthenocissus*-Blättern mit der Ausbildung der Anthocyanfarbstoffe zusammen. Während bei der Fruchtreifung der RQ häufig Werte über 1 erreicht, steigt der Quotient bei Blättern im Verlauf der Laubverfärbung nicht an. Neuere Vorstellungen über die Ursachen des „climacteric rise" werden diskutiert.

Literatur.

Audus, L. J.: Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. New Phytologist **40**, 86—96 (1941). — Biale, J. B.: Postharvest physiology and biochemistry of fruits. Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 183—206 (1950). — Biale, J. B., R. E. Young and A. J. Olmstead: Fruit respiration and ethylene production. Plant Phys. **29**, 168—174 (1954). — Bonner, J.: Plant biochemistry. New York 1950. — Eberhardt, F.: Enzymgifte. Z. Bot. **40**, 332—339 (1952). — Über die Beziehungen zwischen Atmung und Anthocyansynthese. Planta (Berl.) **43**, 253—287 (1954). — Eddy, B. P.: Investigations on some aspects of anthocyanin formation. Doctoral Thesis, Univ. of Durham 1949. — Godwin, H., and L. R. Bishop: The behaviour of the cyanogenetic glucosides of cherry laurel during starvation. New Phytologist **26**, 295—315 (1927). — Hall, W. C., and H. C. Lane: Compositional and physiological changes associated with the chemical defoliation of cotton. Plant Physiol. **27**, 754—768 (1952). — Hulme, A. C.: The relation between the rate of respiration of an apple fruit and its content of protein. II. The value of the relation immediately after picking and at the respiration-climacteric for several varieties of apples. J. Horticult. Sci. **29**, 98—103 (1954a). — Studies in the nitrogen metabolism of apple fruits. The climacteric rise in respiration in relation to changes in the equilibrium between protein synthesis and breakdown. J. of exp. Bot. **5**, 159—172 (1954b). Kidd, F.: Respiration of fruits. Nature (Lond.) **135**, 327—330 (1935). — Kidd, F., and C. West: Respiration activity and duration of life of apples gathered at different stages of development and subsequently maintained at a constant temperature. Plant Physiol. **20**, 467—504 (1945). — Kidd, F., C. West, D. G. Griffiths and N. A. Potter: An investigation of the changes in chemical composition and respiration during the ripening and storage of conference pears. Ann. of Bot., N. S. **4**, 1—30 (1940). — Kobel, F.: Lehrbuch des Obstbaues auf physiologischer Grundlage. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1954. — Krotkov, G.: Carbohydrate and respiratory metabolism in the isolated starving leaf of wheat. Plant Physiol. **14**, 203—226 (1939). — Martius, C., and B. Hess: The mode of action of thyroxin. Arch. of Biochem. **33**, 486—487 (1951). — Millerd, A., J. Bonner and J. B. Biale: The climacteric rise in fruit respiration as controlled by phosphorylative coupling. Plant Physiol. **28**, 521—531 (1953). — Nitsch, J. P.: The physiology of fruit growth. Annual Rev. Plant Physiol. **4**, 199—236 (1953). — Paech, K.: Ursache und Verlauf des Alterns bei Pflanzen. Z. Altersforsch. **2**, 183—205 (1940). — Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1950. — Biologische Grundlagen der Frischhaltung pflanzlicher Lebensmittel. In Handbuch der Kältetechnik, Bd. 9, S. 223—310. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952. — Pearson, J. A., and R. N. Robertson: The physiology of growth in apple fruits. VI. The control

of respiration rate and synthesis. Austral. J. Biol. Sci. **7**, 1—17 (1954). — PRATT, H. K.: Direct chemical proof of ethylene production by detached leaves. Plant Physiol. **29**, 16—18 (1954). — ROUX, E. R.: Respiration and maturity in peaches and plums. Ann. of Bot., N. S. **4**, 317—327 (1940). — SEYBOLD, A.: Zur Kenntnis der herbstlichen Laubblattfärbung. Bot. Archiv **44**, 551—568 (1943). — STADLER, L. J.: Gene action in anthocyanin synthesis in maize. Amer. J. Bot. **29**, 17 (abstract) (1942). — THIMANN, K. V., Y. H. EDMONDSON and B. S. RADNER: The biogenesis of the anthocyanins. III. The rôle of sugars in anthocyanin formation. Arch. of Biochem. **34**, 305—323 (1951). — WARDLAW, C. W., and E. R. LEONARD: Studies in tropical fruits. The respiration of bananas during ripening at tropical temperatures. Ann. of Bot., N. S. **4**, 267 bis 315 (1940). — WITTER, R. F., E. H. NEWCOMB and E. STOTZ: Studies of the mechanism of action of dinitrophenol. J. of Biol. Chem. **202**, 291—303 (1953). — WOLF, J.: Über den Gasstoffwechsel reifender Vogelbeeren. Planta (Berl.) **28**, 716—720 (1938).

Dr. FRANK EBERHARDT, Tübingen,
Botanisches Institut.

Planta, Bd. 45, S. 68—81 (1955).

Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Humboldt-Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. Voderberg).

DAS ZUSAMMENWIRKEN VON WUCHS- UND HEMMSTOFFEN BEI DER KORRELATIVEN KNOSPENHEMMUNG.

II. Mitteilung*.

Von

Eike Libbert.

(Eingegangen am 1. September 1954.)

1. Einleitung.

In der I. Mitteilung dieser Serie (Libbert 1954b) wurde versucht, die Hypothese zu erweitern, die Snow (1937) zur Erklärung der korrelativen Hemmung entwickelt hatte. Dabei wurde im ätherischen Extrakt aus etiolierten Erbsensprossen ein neutral reagierender Stoff nachgewiesen, der keimungshemmend wirkt, und der in dekapitierten Erbsensprossen in weit geringerer Konzentration vorhanden ist als in intakten Sprossen. Dieser Keimungshemmstoff wurde für den hypothetischen Snowschen Hemmstoff (Korrelationshemmstoff) gehalten.

Des weiteren konnte gezeigt werden, daß sich aus wurzellosen Sprossen weit weniger Keimungshemmstoff extrahieren läßt als aus bewurzelten. Eine Reihe von Versuchen führte zu dem Schluß, daß die Wurzel an den Sproß einen Stoff abgibt, der zusammen mit dem Auxin (Indolylessigsäure) des Sprosses die korrelative Hemmung bewirkt bzw. den Snowschen Hemmstoff bildet. Diese Ansicht wurde unter anderem dadurch gestützt, daß Achselknospen (*Pisum*), die sich an einem wurzellosen Pflanzenteil befinden, gegen eine IES[1]-induzierte korrelative Hemmung weit weniger empfindlich sind als Achselknospen an einem bewurzelten Pflanzenteil. Auffallenderweise ließ sich die Wirkung der Wurzel (nämlich Erhöhung der Empfindlichkeit gegen eine korrelative Hemmung) durch Zufuhr von Cumarin ersetzen, so daß angenommen wurde, daß der von der Wurzel an den Sproß abgegebene Stoff, der für die korrelative Hemmung von Bedeutung ist, ein ungesättigtes Lakton sei. Die Snowsche Hypothese der „indirekten Hemmung" wurde folgendermaßen erweitert: Die Wurzel gibt an den Sproß ein ungesättigtes Lakton ab, das unter Auxineinwirkung aktiviert wird und dann den spezifischen Korrelationshemmstoff darstellt.

* Über den Inhalt dieser Veröffentlichung wurde auf der Botanikertagung in Münster am 8. September 1954 berichtet.

[1] Indolylessigsäure wird hier und im folgenden als IES bezeichnet, Indolylacetaldehyd als IAc.

Für den gefundenen Hemmstoff wurde bisher nachgewiesen, daß er keimungshemmend wirkt, nicht aber, ob er eine korrelative Hemmung bewirken kann und ob er im Wuchsstofftest als Auxinantagonist, d. h. also antagonistisch zu einer gegebenen Auxinkonzentration wirksam ist. Diese Fragen wurden in dieser Arbeit untersucht.

Weiter wurde in der I. Mitteilung dieser Serie nachgewiesen, daß der gefundene Keimungshemmstoff neutral reagiert, und damit die Möglichkeit ausgeschlossen, daß es sich um ein Auxin handelt. Dagegen kann es sich um eine Wuchsstoffvorstufe, etwa IAc[1] handeln. Diese Möglichkeit wird in dieser Arbeit geprüft.

2. Methodik.

Es wurde ausschließlich mit *Pisum sativum*, Sorte Senator, gearbeitet. Um die Wirkung des spezifischen Korrelationshemmstoffes zu untersuchen, muß am besten das „Empfängerorgan" für diesen Hemmstoff, also die ruhende Knospe, verwendet werden. Es wurde ausschließlich mit *„isolierten Knoten"* (Libbert 1954b) gearbeitet, und zwar nur mit 2. Knoten (Knoten mit dem 2. Niederblatt), da deren Knospen schneller treiben als die Knospen des 1. Knotens.

Kurze, etwa 2 cm lange, einen Knoten enthaltende Sproßstücke etiolierter Erbsen wurden in Petrischalen auf Kristallquarzsand gezogen, der mit der zu untersuchenden Testlösung (+ 2% Glucose) getränkt war. Die Versuche dauerten 2 Tage; nach deren Ablauf wurden die Niederblätter abgerissen, jede Knospe vorsichtig herausgeschnitten und unter dem Mikroskop gemessen. Enthielt ein Knoten zwei Ersatzknospen, so wurde nur die längere gemessen. Vor dem Einlegen der Knospen in die Testlösung wurde eine gewisse Auslese dadurch getroffen, daß Knoten mit (bei makroskopischer Betrachtung) auffallend lang bzw. kurz erscheinenden Knospen verworfen wurden. Trotzdem war die Ausgangslänge der Knospen recht unterschiedlich, so daß, um einwandfrei statistisch gesicherte Ergebnisse zu erhalten, stets mit 45—60 isolierten Knoten je Testschale gearbeitet wurde.

Es werden in dieser Arbeit nur Versuche veröffentlicht, bei denen die gefundenen Differenzen mit $P \leq 0{,}0027$ (Pätau 1943) gesichert waren.

Auxinbestimmungen wurden nach einem Testverfahren durchgeführt, das ich (Libbert 1954a) kurz beschrieben habe und das sich in dem hiesigen Laboratorium bestens bewährt hat: Dekapitierte Sproßspitzen etiolierter Erbsenpflanzen liegen horizontal auf Kristallquarzsand, der mit der Testlösung getränkt ist. Das Ausmaß der geotropischen Aufkrümmung der Sproßspitzen gibt den Wuchsstoffgehalt der Testlösung an. Das Testverfahren spricht auf IES-Konzentrationen von unter 10^{-8} g/cm³ an und ist äußerst leicht zu handhaben.

Die *Hemmstoffbestimmung* wurde nach demselben Testverfahren durchgeführt, in der Weise, daß gleichzeitig mit der auf ihren Hemmstoffgehalt zu untersuchenden Lösung eine Auxinlösung (IES 10^{-8} g/cm³)

[1] Vgl. Fußnote auf S. 68.

geboten wurde. Aus dem Rückgang der geotropischen Aufkrümmung wurde auf den Hemmstoffgehalt geschlossen.

Die *Keimungshemmstoffbestimmung* erfolgte im *Lepidium*-Samentest (vgl. LIBBERT 1954b; variiert nach MOEWUS).

Wuchs- und Hemmstoffextraktion erfolgte mit peroxydfreiem Äther aus zerschnittenen ausgewachsenen Pflanzenteilen. End- und Seitenknospen, Streckungszone sowie auch (Nieder-)Blätter wurden verworfen. Die Extraktion geschah bei +1—2° C und dauerte 20 Std. Der ätherische Extrakt wurde auf etwa 15—20 cm³ eingeengt und dann nach BOYSEN-JENSEN (1941, Methode II) in eine saure und eine neutrale Fraktion zerlegt. Anschließend wurde den ätherischen Fraktionen (oder, wenn keine Fraktionstrennung durchgeführt wurde, bereits dem ätherischen Rohextrakt) Aqua dest. zugesetzt, der Äther abdestilliert, die wäßrige Lösung filtriert und auf $^1/_3$ des Frischgewichtes der extrahierten Pflanzenteile auf dem Wasserbad eingeengt. Die so erhaltenen wäßrigen Lösungen bezeichne ich als 3/1-Lösungen.

Weitere chemische Arbeitsgänge werden im Text erwähnt.

Da (vgl. Einleitung) der Verdacht bestand, daß es sich bei den extrahierten Hemmstoffen um (ein?) ungesättigte(s) Lakton(e) handelte, und es sich herausgestellt hatte, daß z. B. das Cumarin bei der Fraktionierung nach BOYSEN JENSEN nicht etwa quantitativ in die neutrale Fraktion, sondern (wahrscheinlich unter Ringspaltung) wegen zu stark alkalischer Reaktion während der Trennung zum Teil in die saure Fraktion gelangt (s. Tabelle 1), wurde das BOYSEN JENSENsche Testverfahren in der Weise variiert, daß beim Ausschütteln des Rohextraktes mit alkalischer Glucoselösung auf 9 cm³ Glucoselösung nicht 1 cm³ gesättigter $NaHCO_3$-Lösung verwendet wurde, sondern nur 0,25 cm³. Unter diesen Umständen gelangen quantitativ Cumarin in die neutrale und IES in die saure Fraktion (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Verhalten von ätherischen Cumarin- bzw. IES-Lösungen bei der Fraktionstrennung nach* BOYSEN JENSEN *und nach* BOYSEN JENSEN *(variiert). Ausgangslösung dem entsprechenden Trennungsverfahren unterworfen und dann in wäßriger Lösung auf ihren Cumarin-(Kressekeimungstest) bzw. IES-(Pisum-Krümmungstest) Gehalt untersucht.*

Trennung nach	Ausgangslösung	Förderung gegen die Kontrolle (Aqua dest.)	
		neutrale Fraktion	saure Fraktion
BOYSEN JENSEN	Cumarin 3×10^{-5}	—92%	—52%
BOYSEN JENSEN, variiert . . .	Cumarin 3×10^{-5}	—94%	— 3%
	IES 10^{-7}	—0,5°	+21,7°

Alle Versuche wurden bei 27° im Dunkeln durchgeführt. Über Herkunft der Samen und Anzucht der Pflanzen usw. vgl. LIBBERT 1954.

3. Nachweis des Korrelationshemmstoffes im Knospentest.

Es wurde zunächst versucht, eine Knospenhemmung durch Extrakte aus Erbsensprossen zu erreichen. Verwendet wurde zunächst der Ge-

samtextrakt (Konzentration 3/1) im Knospentest mit isolierten Knoten. Das Ergebnis zeigt die Tabelle 2: Es konnte eine signifikante Hemmung durch den Gesamtextrakt erreicht werden.

Tabelle 2 enthält weiterhin das Ergebnis eines Versuches, in dem der ätherische Extrakt nach BOYSEN JENSEN (variiert) in eine saure und eine neutrale Fraktion zerlegt wurde. Es ist ersichtlich, daß entgegen allgemeiner Ansicht die *saure Fraktion*, in der das gesamte Auxin enthalten ist, bei Anwendung der 3/1-Konzentration *gar nicht knospenhemmend* wirkt, dagegen die *neutrale Fraktion sehr stark*.

Tabelle 2. *Knospenhemmung durch 3/1-Extrakte aus Erbsenpflanzen. Knospentest mit isolierten Knoten. 2 Versuche.*

	Knospenlänge mm	*P*	Hemmung gegen die Kontrolle %
Kontrolle	$2{,}53 \pm 0{,}08$	$< 0{,}0002$	—
Gesamtfraktion	$1{,}85 \pm 0{,}08$		27
Kontrolle	$2{,}08 \pm 0{,}10$	$< 0{,}0002$	—
Saure Fraktion	$2{,}06 \pm 0{,}10$		1
Neutrale Fraktion	$1{,}49 \pm 0{,}08$	$< 0{,}0002$	28

Jedoch ist dieses Ergebnis noch nicht ohne weiteres in Zusammenhang mit der korrelativen Hemmung zu bringen. Es kann sich bei der beobachteten Hemmung um eine unspezifische Wirkung handeln, die nichts mit der korrelativen Hemmung zu tun hat. Die entscheidende Frage ist, ob sich aus dekapitierten Pflanzen ebensoviel neutraler Hemmstoff extrahieren läßt wie aus intakten Pflanzen oder weniger. Daß letzteres der Fall ist, zeigt die Tabelle 3.

Die dekapitierten und aller Knospen beraubten Pflanzen wurden 6 Tage lang täglich entknospet (vgl. LIBBERT 1954b).

Tabelle 3. *Wie Tabelle 2, jedoch sowohl dekapitierte (und entknospete) als auch intakte Pflanzen verwendet. 3 Versuche.*

		Knospenlänge mm	*P*	Hemmung gegen die Kontrolle %
Gesamtfraktion	Kontrolle	$2{,}54 \pm 0{,}12$	0,06	—
	dekapitierte Pflanzen . .	$2{,}22 \pm 0{,}10$		13
	intakte Pflanzen	$1{,}64 \pm 0{,}09$	$< 0{,}0002$	35
Saure Fraktion	Kontrolle	$2{,}92 \pm 0{,}11$	0,58	—
	dekapitierte Pflanzen . .	$2{,}83 \pm 0{,}09$	0,06	3
	intakte Pflanzen	$2{,}63 \pm 0{,}09$		10
Neutrale Fraktion	Kontrolle	$3{,}02 \pm 0{,}12$	0,006	—
	dekapitierte Pflanzen . .	$2{,}54 \pm 0{,}12$		16
	intakte Pflanzen	$1{,}98 \pm 0{,}11$	0,0008	34

Die Tabelle läßt erkennen, daß *die für die korrelative Hemmung bedeutsamen Verhältnisse in der neutralen Fraktion zu finden* waren; nämlich: starke Knospenhemmung durch Extrakte aus intakten Pflanzen, *schwächere* (nur schwach signifikante: P war in keinem Versuch $< 0{,}006$) *Knospenhemmung durch Extrakte aus dekapitierten Pflanzen.* Das gilt für alle diesbezüglichen Versuche. Hemmungen durch die saure Fraktion waren niemals signifikant, trotz Verwendung von z. B. 64 Knospen je Testlösung in dem in Tabelle 3 dargestellten Versuch mit sauren Fraktionen.

Wir haben es also tatsächlich mit einem neutralen Hemmstoff zu tun, dessen Wirksamkeit nach einer Dekapitation abnimmt. Der in den obigen Versuchen nachgewiesene *Knospenhemmstoff* verhält sich also ebenso wie der in der I. Mitteilung dieser Serie nachgewiesene *Keimungshemmstoff*, und es ist anzunehmen, daß die beiden miteinander *identisch* sind. Das zeigt Tabelle 4, die den beiden unteren Versuchen in Tabelle 3 entspricht, aber nicht die Knospenhemmung, sondern die Keimungshemmung (*Lepidium*-Samentest) darstellt.

Tabelle 4. *Keimungshemmung durch 3/1-Extrakte aus Erbsenpflanzen. Pflanzen entweder dekapitiert (und entknospet) oder durch Längseinschnitte verletzt. Lepidium-Samentest, 24 Std.*

		Keimung %	P[1]	Hemmung gegen die Kontrolle %
Kontrolle		98		
Saure Fraktion	dekapitierte Pflanzen	69	0,54	30
	verletzte Pflanzen	73		26
Neutrale Fraktion	dekapitierte Pflanzen	57	0,0015	42
	verletzte Pflanzen	35		64

[1] Zur Berechnung von P vgl. LIBBERT 1954b.

Tabelle 5. *Keimungshemmung (Lepidium-Samentest, 24 Std) bzw. Knospenhemmung (Knospentest) durch 3/1-Extrakte aus intakten Pflanzen bzw. aus Pflanzen, die 6 Tage lang täglich durch Längseinschnitte verletzt wurden. 3 Versuche.*

		Keimungshemmung		Knospenhemmung	
		Keimung %	P[1]	Knospenlänge mm	P
Kontrolle		98			
Saure Fraktion	intakte Pflanzen	97	0,0005	$2{,}53 \pm 0{,}10$	0,72
	verletzte Pflanzen	82		$2{,}48 \pm 0{,}09$	
Neutrale Fraktion	intakte Pflanzen	37	0,77	$2{,}00 \pm 0{,}08$	0,46
	verletzte Pflanzen	35		$2{,}09 \pm 0{,}09$	

[1] Zur Bestimmung von P vgl. LIBBERT 1954b.

Die Versuche der Tabellen 3 und 4 unterscheiden sich auch insofern, als bei dem in Tabelle 4 dargestellten Versuch die „intakten" Pflanzen mehrmals verletzt wurden, um den mit einer Dekapitation verbundenen Wundreiz auszugleichen, der das Auftreten einer sauren Substanz nach sich zieht (vgl. auch die I. Mitteilung), die im *Lepidium*-Samentest zwar keimungshemmend wirkt, im Knospentest jedoch nicht knospenhemmend, wie Tabelle 5 zeigt.

4. Nähere Untersuchung des nachgewiesenen neutralen, knospenhemmenden Stoffes.

Ich habe gezeigt, daß der knospenhemmende Stoff sich in der neutralen Fraktion von Pflanzenauszügen befindet. Um zu zeigen, daß die Knospenhemmung nicht von einem Wuchsstoff ausgeht, wurde der Wuchsstoffgehalt der (sauren und der) neutralen Fraktion der ätherischen Erbsensproßextrakte untersucht. Die *neutrale Fraktion* (Tabelle 6) besaß *keinerlei Auxinwirksamkeit*, d. h. die Wuchsstoffkonzentration war geringer als 3×10^{-9} (g/cm³, in IES-Äquivalenten) im untersuchten 3/1-Extrakt, also geringer als 10^{-9} in der Pflanze. Die Knospenhemmung wurde also nicht durch einen Wuchsstoff bewirkt.

Tabelle 6. *Wuchsstoffgehalt von 3/1-Extrakten aus Erbsensprossen. Pisum-Krümmungstest, 2 Std. Die Zahlen geben die geotropische Aufkrümmung an. 17 Pflanzen je Testlösung.*

Kontrollen	H_2O	$8{,}3 \pm 1{,}4^0$
	IES 10^{-8}	$18{,}6 \pm 1{,}1^0$
Saure Fraktion	dekapitierte Pflanzen	$21{,}0 \pm 1{,}0^0$
	intakte Pflanzen . .	$29{,}4 \pm 1{,}25^0$
Neutrale Fraktion	dekapitierte Pflanzen	$9{,}8 \pm 0{,}8^0$
	intakte Pflanzen . .	$8{,}4 \pm 0{,}8^0$

Tabelle 6 zeigt auch, daß in Extrakten aus dekapitierten Pflanzen erwartungsgemäß weit weniger saurer Wuchsstoff enthalten ist als in Extrakten aus intakten Pflanzen.

Es bleibt jedoch die Möglichkeit, daß das neutrale, knospenhemmende Agens IAc sei. IAc wurde von Larsen (1944) u. a. in der neutralen Fraktion ätherischer Auszüge aus Erbsensprossen nachgewiesen. IAc selbst besitzt keine Auxineigenschaften, kann von pflanzlichem Gewebe ± schnell in IES umgewandelt werden, ohne jedoch in verschiedenen Wuchsstofftests (Gordon und Nieva 1949, Pohl 1951) als Auxin wirksam zu werden.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurde nach Gordon und Nieva (1949) die neutrale Fraktion mit $NaHSO_3$ in eine aldehydfreie und eine Aldehydfraktion zerlegt.

Aldehyde (und einige Ketone) bilden mit Bisulfit eine reversible (in alkalischem Medium nicht beständige) Anlagerungsverbindung, die nicht ätherlöslich ist.

Die neutrale Fraktion von Erbsensproßextrakten wurde in 10 cm³ Wasser überführt und mit 10 cm³ gesättigter $NaHSO_3$-Lösung 10 min bei 27° C geschüttelt. Dann erfolgte zweimaliges Ausschütteln mit Äther und Trennen im Scheidetrichter. Die ätherische Fraktion wurde darauf in Wasser überführt (= aldehydfreie Fraktion), die wäßrige Fraktion mit Na_2CO_3 auf p_H 8 gebracht, zweimal mit Äther

ausgeschüttelt, der wäßrige Teil verworfen, der ätherische Teil in Wasser überführt (= Aldehydfraktion). GORDON und NIEVA zeigten, daß auf diese Weise IAc von nichtaldehydischen Bestandteilen neutraler Fraktionen getrennt werden kann.

Aldehydfraktion und aldehydfreie Fraktion wurden auf ihre Hemmstoffwirksamkeit im Knospentest untersucht. Das Ergebnis ist in Tabelle 7 dargestellt.

Die Tabelle zeigt, daß IAc nicht der knospenhemmende Bestandteil der neutralen Fraktion sein kann, denn die Aldehydfraktion wirkt nicht knospenhemmend. Aber auch die aldehydfreie Fraktion hemmt gar nicht. Der *Korrelationshemmstoff* wird also *durch Bisulfit irreversibel zerstört.* — Da in der I. Mitteilung dieser Serie die Ansicht vertreten wurde, daß der Korrelationshemmstoff ein ungesättigtes Lakton sein könnte, liegt es nahe, das Verhalten von Cumarin gegen Bisulfit zu prüfen:

Tabelle 7. *Knospenhemmung durch 3/1-Extrakte aus Erbsensprossen. Neutrale Fraktion mit $NaHSO_3$ in eine Aldehydfraktion und eine aldehydfreie Fraktion getrennt. Knospentest.*

	Knospenlänge mm	P	
Kontrolle	$2{,}29 \pm 0{,}09$	0,08	0,6
Aldehydfraktion . . .	$2{,}52 \pm 0{,}10$		
Aldehydfreie Fraktion.	$2{,}36 \pm 0{,}10$		

Eine wäßrige Cumarinlösung (10^{-4} g/cm³) wurde in derselben Weise mit $NaHSO_3$ behandelt, wie es für die neutrale Hemmstofffraktion oben geschildert wurde. Die aus saurer Lösung mit Äther ausgeschüttelte Fraktion (die alle diejenigen Substanzen enthält, die nicht mit Bisulfit reagieren) wurde als Fraktion I bezeichnet. Die bei p_H 8 mit Äther ausgeschüttelte Fraktion (die alle diejenigen Substanzen enthält, die mit Bisulfit eine reversible Verbindung eingehen) wurde als Fraktion II bezeichnet. — Zur Kontrolle diente derselbe Versuch unter Verwendung von Wasser an Stelle von $NaHSO_3$. — Die so erhaltenen 4 Fraktionen wurden im *Lepidium*-Samentest auf ihre keimungshemmende Wirksamkeit, also ihren Cumaringehalt, untersucht (Tabelle 8).

Tabelle 8. *Verhalten von Cumarin 10^{-4} gegen $NaHSO_3$ und gegen H_2NOH.*

Die Zahlen geben die Kressekeimung im Lepidium-Samentest (16 Std) in Prozent an. Vgl. Text.

Kontrolle		Mit $NaHSO_3$ behandelt	Mit H_2O behandelt	Mit H_2NOH behandelt	
98	Fraktion I	90	2	7	
	Fraktion II	97	97		

Es zeigt sich, daß sich *Cumarin ebenso gegen Bisulfit verhält wie der Korrelationshemmstoff: Es wird irreversibel zerstört.* Dies ist als weiterer Hinweis darauf zu betrachten, daß der Korrelationshemmstoff ein ungesättigtes Lakton sei.

Die Zerstörung des knospenhemmenden Stoffes bzw. des Cumarins durch $NaHSO_3$ beruht nicht etwa auf der sauren Reaktion dieses Salzes. Versuche, bei denen an Stelle von $NaHSO_3$ verdünnte Schwefelsäure benutzt wurde, die viel

stärker sauer war (p_H 2,5) als die gesättigte $NaHSO_3$-Lösung, zeigten, da sowohl Cumarin als auch knospenhemmender Stoff gegen H_2SO_4 resistent sind. Dagegen ist folgende Möglichkeit in Betracht zu ziehen:

KUHN und HOFFER (1931) berichteten, daß die reversiblen Bisulfitverbindungen einiger aliphatischen Aldehyde mit konjugierten Doppelbindungen (Hexadienal = Sorbinaldehyd und Octatrienal) beim Erwärmen in Gegenwart von überschüssigem Bisulfit mit diesem ein Reaktionsprodukt bilden, aus dem sich kein Aldehyd mehr regenerieren läßt, und vermuteten eine Addition des Bisulfits an die Doppelbindungen. Möglicherweise reagiert das Cumarin (und ebenso andere ungesättigte Laktone) nach Sprengung des Laktonringes zur o-Oxyzimtsäure ebenso.

Da bei einer Aldehydabtrennung mit Bisulfit der Korrelationshemmstoff zerstört wird, wurde nach einer anderen Methode gesucht, mit deren Hilfe IAc aus dem neutralen Extrakt entfernt werden konnte. Da mir Dimedon zur Zeit dieser Versuche nicht zur Verfügung stand, wurde der IAc mit Hydroxylamin (im Überschuß geboten) entfernt, das mit Aldehyden unter Oximbildung reagiert.

Eine Hälfte der neutralen Fraktion eines Erbsenextraktes wurde in 10 cm³ Wasser überführt und mit einer genau neutralisierten Mischung von 10 cm³ einer 0,1 m Lösung von $H_2NOH \cdot HCl$ und 10 cm³ einer 0,1 m-Lösung von NaOH 2 Std am Rückflußkühler auf dem Wasserbad gekocht. Danach wurde das gebildete Oxim durch Zugabe von 1 cm³ 0,1 m NaOH in sein (ätherunlösliches) Alkalisalz überführt, die Lösung zweimal mit Äther ausgeschüttelt und fraktioniert. Die wäßrige Fraktion wurde verworfen, die ätherische Fraktion in 10 cm³ Wasser überführt und nach der Vorschrift von LARSEN (1944) zur Überführung etwa noch vorhandenen Indolylacetaldehyds in IES mit 2 g dreimal mit destilliertem Wasser gewaschener Erde 1 Std geschüttelt. Die wäßrige Lösung wurde durch Zentrifugieren von der Erde getrennt, letztere noch zweimal ausgewaschen, und schließlich die wäßrige Lösung gemeinsam mit dem Waschwasser filtriert. Dann werden bei alkalischer Reaktion (+ $NaHCO_3$) zunächst die neutralen Substanzen mit Äther ausgeschüttelt (zweimal) und verworfen, danach bei saurer Reaktion (+Weinsäure) die sauren Substanzen, also die aus eventuell vorhandenem IAc gebildete IES, die nach Überführung in Wasser im *Pisum*-Krümmungstest nachzuweisen versucht wurde.

Die andere Hälfte der neutralen Fraktion wurde nach Überführung in 10 cm³ Wasser nicht mit Hydroxylamin behandelt, sondern zur Überführung von IAc in IES sofort mit Erde und dann weiter nach dem oben geschilderten Arbeitsgang (Tabelle 9).

Tabelle 9. *Wuchsstoffgehalt des neutralen 3/1-Extraktes nach Überführung von IAc in IES mit Erde. IAc vor der Überführung mit H_2NOH entfernt oder nicht. Pisum-Krümmungstest.*

	Krümmung	P
Kontrolle (H_2O)	$6{,}8 \pm 0{,}6^0$	0,72
Mit H_2NOH behandelter Extrakt. . .	$7{,}1 \pm 0{,}6^0$	
Nicht mit H_2NOH behandelter Extrakt	$16{,}2 \pm 0{,}8^0$	<0,0002

Ich kann also in Übereinstimmung mit LARSEN (1944) in der neutralen Fraktion meiner *Pisum*-Extrakte IAc nachweisen. Dieser *IAc läßt sich mit Hydroxylamin quantitativ entfernen.*

Hydroxylamin reagiert nicht mit Cumarin, wie aus der Tabelle 8 ersichtlich ist (Cumarin 10^{-4}, 2 Std mit H_2NOH gekocht, vgl. oben). Hydroxylamin dürfte also wohl geeignet sein, IAc ohne Zerstörung des Korrelationshemmstoffes aus der neutralen Fraktion zu entfernen. Das wurde mit neutralen Extrakten aus intakten und aus dekapitierten Pflanzen versucht, die aldehydfreien Extrakte wurden im Knospentest geprüft (Tabelle 10).

Tabelle 10. *Knospenhemmung durch 3/1-Extrakte aus Erbsenpflanzen. Neutrale, mit H_2NOH IAc-frei gemachte Fraktion. Knospentest mit isolierten Knoten.*

	Knospenlänge mm	P	Hemmung gegen die Kontrolle %
Kontrolle	$2{,}11 \pm 0{,}08$	0,86	—
Dekapitierte Pflanzen . . .	$2{,}09 \pm 0{,}08$		1
Intakte Pflanzen	$1{,}49 \pm 0{,}06$	$<0{,}0002$	29

Es ist ersichtlich, daß *auch nach Abtrennung des IAc in der neutralen Fraktion das für den Korrelationshemmstoff charakteristische Verhältnis* besteht: Schwache (im dargestellten Versuch gar keine) Hemmung durch Extrakte aus dekapitierten Pflanzen, signifikante Hemmung durch Extrakte aus intakten Pflanzen. Damit ist der Weg freigegeben für die Untersuchung des Korrelationshemmstoffes in einem Wuchsstofftest.

Die neutralen Fraktionen von Extrakten aus dekapitierten bzw. intakten Pflanzen wurden mit H_2NOH aldehydfrei gemacht und dann daraufhin untersucht, ob sie im *Pisum*-Test gegen IES 10^{-8} (g/cm³) antagonistisch wirkten (Tabelle 11).

Tabelle 11. *Antagonistische Wirksamkeit von 4/1-Extrakten aus Erbsenpflanzen gegen IES 10^{-8} g/cm³ im Pisum-Krümmungstest. Neutrale, mit H_2NOH IAc-frei gemachte Fraktion.*

	Krümmung	P	Hemmung durch den Extrakt %
H_2O	$5{,}8 \pm 0{,}8°$	$<0{,}0002$	—
IES 10^{-8}	$15{,}4 \pm 1{,}0°$	0,02	—
IES 10^{-8} + Extrakt dekapitierter Pflanzen	$12{,}15 \pm 0{,}9°$		21
IES 10^{-8} + Extrakt intakter Pflanzen .	$5{,}35 \pm 0{,}9°$	$<0{,}0002$	68

Durch die in Tabelle 11 dargestellten Ergebnisse wird gezeigt, *daß die neutrale, IAc-frei gemachte Fraktion ätherischer Pisum-Extrakte typische*

Hemmstoffwirksamkeit besitzt und daß diese nach einer Dekapitation abnimmt. Es darf also der Nachweis des spezifischen Snowschen Korrelationshemmstoffes als gelungen bezeichnet werden.

5. Der Einfluß von Wurzel und von IES auf die Bildung des Korrelationshemmstoffes.

Ich habe in der I. Mitteilung dieser Serie gezeigt, daß sich aus wurzellosen Pflanzen weniger Keimungshemmstoff extrahieren läßt als aus intakten Pflanzen, und daraus gefolgert, daß eine „Hemmstoffvorstufe" aus der Wurzel geliefert würde. Diese Versuche wurden jetzt, aber mit der Testung vorausgehender Fraktionstrennung, wiederholt und die neutralen Fraktionen im *Lepidium*-Keimungstest und im Knospentest geprüft (Tabelle 12).

Die Pflanzen wurden ausgegraben und in Bechergläser mit Leitungswasser gestellt. Bei der Hälfte der Pflanzen waren die Wurzeln abgeschnitten und wurden neu entstehende sproßbürtige Wurzeln laufend entfernt. Die Keimblätter waren bei beiden Versuchsgruppen belassen.

Tabelle 12. *Keimungshemmung und Knospenhemmung durch 3/1-Extrakte (neutrale Fraktion). Wurzellose bzw. intakte Pflanzen. Lepidium-Keimungstest bzw. Knospentest.*

	Keimungshemmung			Knospenhemmung		
	Keimung %	P	Hemmung gegen die Kontrolle %	Knospenlänge mm	P	Hemmung gegen die Kontrolle %
Kontrolle	98		—	$2{,}37 \pm 0{,}08$		—
Wurzellose Pflanzen	70	$<0{,}0002$	29	$2{,}32 \pm 0{,}08$	0,0004	2
Intakte Pflanzen	35		64	$1{,}87 \pm 0{,}10$		21

Tabelle 12 bestätigt die in der I. Mitteilung aufgestellte Hypothese, daß nach einem *Abschneiden der Wurzel* die Menge des (neutralen!) *Korrelationshemmstoffes abnimmt.*

Ich habe in der I. Mitteilung dieser Serie gezeigt, daß sich aus dekapitierten Pflanzen weniger Keimungshemmstoff extrahieren läßt als aus ebenfalls dekapitierten Pflanzen, denen aber apikal Wuchsstofflösung (IES 10^{-6} bis 10^{-7}) zugeführt wurde. Die Versuche wurden (diesmal mit IES-Pasten) wiederholt und saure und neutrale Fraktion der Extrakte im Knospentest geprüft. Die Ergebnisse zeigt die Tabelle 13.

Die Pflanzen wurden dekapitiert und entknospet, die Schnittflächen mit reinem Wollfett oder mit 0,2%iger IES-Paste bestrichen. Die Paste wurde täglich erneuert und neu entstehende Ersatzknospen wurden täglich entfernt. Nach 6 Tagen wurde extrahiert.

Aus Tabelle 13 geht eindeutig hervor, daß *unter Wirkung von IES ein neutraler Hemmstoff entsteht.* Dieser Hemmstoff ist der spezifische Snowsche Korrelationshemmstoff.

Tabelle 13. *Knospenhemmung durch Extrakte aus dekapitierten Pflanzen, die auf der Schnittfläche mit Wollfett oder mit IES-Paste (0,2%) bestrichen waren. Knospentest. 2 Versuche.*

		Knospenlänge mm	P		Hemmung gegen die Kontrolle %
Saure Fraktion	Kontrolle	$2{,}46 \pm 0{,}09$	0,05		—
	dekapitierte Pflanzen + Wollfett	$2{,}22 \pm 0{,}07$		0,08	10
	dekapitierte Pflanzen + IES-Paste	$2{,}26 \pm 0{,}07$			8
Neutrale Fraktion	Kontrolle	$2{,}26 \pm 0{,}07$	0,55		—
	dekapitierte Pflanzen + Wollfett	$2{,}20 \pm 0{,}07$			3
	dekapitierte Pflanzen + IES-Paste	$1{,}68 \pm 0{,}07$	$<0{,}0002$		26

Es besteht also folgendes Verhältnis: Die Bildung des Korrelationshemmstoffes ist abhängig von einer aus der Wurzel stammenden Substanz (Hemmstoffvorstufe?) und von der aus der Spitze stammenden IES. Nun habe ich in der I. Mitteilung gezeigt, daß die an isolierten Knoten (keine Wurzeln!) durch IES allein erzielte Knospenhemmung sehr gering ist, aber wesentlich verstärkt wird durch Zufuhr von Cumarin in sehr geringer Konzentration (10^{-7} bis 10^{-8} g/cm³). Darauf stützt sich die Hypothese, daß die von der Wurzel gelieferte Hemmstoffvorstufe ein ungesättigtes Lakton sei. Wenn diese Hypothese richtig ist, müßte, falls sich die Hemmstoffvorstufe mit Äther extrahieren läßt, ein ätherischer Extrakt aus Wurzeln ebenso wirken wie Cumarin: Es müßte die durch IES bewirkte Knospenhemmung an isolierten Knoten verstärken. Das wurde experimentell geprüft.

Zunächst wurde die knospenhemmende Wirksamkeit von *Pisum*-Wurzelextrakten ohne Zugabe von IES untersucht. Es erwies sich (Tabelle 14), daß neutrale 3/1-Extrakte signifikant knospenhemmend wirkten, aber weit schwächer als gleichstarke Extrakte aus Sprossen (15% Hemmung gegenüber 21—35% Hemmung), daß aber 1/1-Extrakte nicht knospenhemmend wirkten (1/1-Extrakte aus Sprossen wirken signifikant knospenhemmend).

Tabelle 14. *Knospenhemmung durch Extrakte aus Pisum-Wurzeln. Neutrale Fraktion. Knospentest.*

	Knospenlänge mm	P	Hemmung gegen die Kontrolle %
Kontrolle	$2{,}57 \pm 0{,}09$		—
1/1-Wurzelextrakt	$2{,}54 \pm 0{,}09$	0,0020	1
3/1-Wurzelextrakt	$2{,}19 \pm 0{,}08$		15

Es ist nicht verwunderlich, daß der Wurzelextrakt überhaupt knospenhemmend wirkt, denn es ist unwahrscheinlich, daß die „Hemmstoffvorstufe", die in der Wurzel in weit höherer Konzentration enthalten sein muß als im Sproß, als ungesättigtes Lakton gar nicht hemmen soll.

Es wurde anschließend die Untersuchung eines etwaigen Zusammenwirkens von IES mit neutralem Wurzelextrakt in der allein gar nicht hemmenden 1/1-Konzentration durchgeführt (Tabelle 15).

Tabelle 15. *Zusammenwirken von Wurzelextrakt (Neutrale Fraktion, 1/1) mit IES bei der Knospenhemmung. Knospentest.* Vgl. Text.

	Knospenlänge mm				Hemmung gegen die Kontrolle	
	ohne Wurzelextrakt		mit Wurzelextrakt		ohne Wurzelextrakt	mit Wurzelextrakt
Ohne IES .	2,23 ± 0,09	P = 0,36	2,20 ± 0,09	P = 0,0004	—	1%
IES 10^{-8} . .	2,18 ± 0,08		1,88 ± 0,09		2%	16%
IES 10^{-7} . .	2,12 ± 0,08		1,77 ± 0,07		5%	21%

Das Ergebnis ist eindeutig: *Der Wurzelextrakt steigert* ebenso, wie es in der I. Mitteilung nachgewiesen wurde, *die Empfindlichkeit von Knospen gegen eine durch IES bewirkte Hemmung.* Das darf als weitere Stütze der entwickelten Hypothese über die Rolle der Wurzel bei der korrelativen Hemmung betrachtet werden und zugleich als weiterer Hinweis darauf, daß die von der Wurzel gelieferte Hemmstoffvorstufe ein ungesättigtes Lakton sei.

6. Besprechung der Ergebnisse.

In erster Linie handelt es sich in dieser Mitteilung darum, Beweise für die in der I. Mitteilung entwickelte Hypothese über das Zustandekommen der korrelativen Hemmung zu liefern. Es muß also in jeder Beziehung auf die Diskussion der Ergebnisse in der I. Mitteilung verwiesen werden. Dort ist auch die einschlägige Literatur besprochen. Die Ergebnisse dieser II. Mitteilung sind in jeder Weise geeignet, die dort entwickelte Hypothese zu stützen:

An der Identität des in der I. Mitteilung beschriebenen Keimungshemmstoffes mit der in dieser Mitteilung beschriebenen knospenhemmenden Substanz kann nicht gezweifelt werden: Beide sind neutrale Stoffe, beide nehmen an Konzentration nach einer Dekapitation und auch nach einer Entwurzelung ab, dagegen nach einer Zufuhr von IES zu.

Die Hemmstoffnatur der knospenhemmenden Substanz konnte bewiesen werden: Es handelt sich nicht um einen Wuchsstoff, denn erstens ist der knospenhemmende Stoff keine Säure, und zweitens ist die neutrale Fraktion, in der sich die knospenhemmende Substanz befindet, im Wuchsstofftest, allein geboten, unwirksam. Es handelt sich auch nicht um IAc, denn die knospenhemmende Substanz ist kein Aldehyd. Es handelt sich dagegen um einen echten Hemmstoff, denn die Substanz wirkt im Wuchsstofftest, zusammen mit IES geboten, gegen diesen antagonistisch.

Es wurde ein weiterer Anhaltspunkt dafür gefunden, daß der Korrelationshemmstoff ein ungesättigtes Lakton sein kann: Sowohl Korrelationshemmstoff als auch Cumarin werden durch Bisulfit irreversibel zerstört.

Es wurde erneut die knospenhemmungsverstärkende Wirkung der Wurzel demonstriert. Es wurde ein weiterer Anhalt dafür gefunden, daß die Wurzel eine „Hemmstoffvorstufe", ebenfalls ein ungesättigtes Lakton, liefere, das mit IES zusammen den Korrelationshemmstoff bildet: Neutraler Wurzelextrakt in einer allein nicht hemmenden Konzentration bewirkt (ebenso wie Cumarin in sehr geringen Konzentrationen) zusammen mit IES in allein ebenfalls nicht hemmender Konzentration eine Knospenhemmung.

In zwei Arbeiten (LIBBERT 1954a, b) wurde die Vermutung ausgesprochen, daß der spezifische Korrelationshemmstoff ein direkter Auxinantagonist sei; das darf als bewiesen betrachtet werden: 1954 (a) wurde gezeigt, daß die korrelative Hemmung durch das gehemmte Organ direkt treffende IES-Zufuhr aufgehoben werden kann, und in dieser Arbeit wurde gezeigt, daß der Korrelationshemmstoff im Wuchsstofftest antagonistisch zu IES wirkt. So ist es auch verständlich, daß durch 3/1-Sproßextrakt wohl die Wirkung von IES 10^{-8} signifikant reduziert wird, viel schwächer aber und nicht signifikant die Wirkung von IES 10^{-7} (unveröffentlicht).

Die weiteren Untersuchungen auf dem Gebiet des Korrelationshemmstoffes werden sich auf folgende zwei Punkte konzentrieren: 1. Es soll mit rein chemischen Methoden bewiesen werden, daß die von der Wurzel gelieferte Hemmstoffvorstufe sowohl als auch der Korrelationshemmstoff tatsächlich ungesättigte Laktone sind. 2. Es wurde bisher davon gesprochen, daß die von der Wurzel gelieferte „Hemmstoffvorstufe" unter Einwirkung von IES aktiviert, d.h. in den spezifischen Korrelationshemmstoff umgewandelt würde. Dieser Vorgang der „Aktivierung" ist noch recht dunkel und soll in weiteren Untersuchungen aufgeklärt werden. Ich hoffe, in weiteren Mitteilungen über diese beiden Punkte berichten zu können.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Ätherische Extrakte aus etiolierten Erbsensprossen wirken hemmend gegenüber Knospen an „isolierten Knoten".

2. Der dabei wirksame Bestandteil ist eine neutral reagierende Substanz.

3. Die neutrale knospenhemmende Substanz läßt sich in weit geringerer Menge aus dekapitierten Sprossen extrahieren als aus intakten Sprossen.

4. Die neutrale knospenhemmende Substanz ist kein Wuchsstoff.

5. Die neutrale knospenhemmende Substanz ist kein Aldehyd.

6. Die neutrale knospenhemmende Substanz wirkt im Wuchsstofftest antagonistisch gegenüber IES.

7. Auf Grund dieser Befunde wird die neutrale knospenhemmende Substanz für den hypothetischen Korrelationshemmstoff, den Snow-schen Hemmstoff, gehalten.

8. Der Korrelationshemmstoff wird (ebenso wie Cumarin) durch Behandlung mit Bisulfit irreversibel zerstört.

9. Der Korrelationshemmstoff läßt sich in weit geringerer Menge aus wurzellosen als aus den Sprossen intakter Pflanzen extrahieren.

10. Die Behandlung dekapitierter Pflanzen mit IES-Paste erhöht den Gehalt dieser Pflanzen an Korrelationshemmstoff.

11. Ätherische Extrakte aus Erbsenwurzeln wirken nur schwach knospenhemmend. In gar nicht hemmender Konzentration erhöhen sie die Empfindlichkeit der Knospen isolierter Knoten gegen eine Hemmung durch IES.

Ich danke den Herren Dipl.-Chemikern Döring und Häussler für einige Hinweise chemischer Art sowie Frl. Rummler für die bei der Durchführung der Versuche geleistete Hilfe.

Literatur.

Boysen Jensen, P.: Planta (Berl.) **31**, 653 (1941). — Gordon, S. A., and F. Sanchez-Nieva: Arch. of Biochem. **20**, 356 (1949). — Kuhn, R., u. M. Hoffer: Ber. dtsch. chem. Ges. **64**, 1977 (1931). — Larsen, P.: Dansk bot. Ark. **11**, Nr 9 (1944). — Libbert, E.: Flora (Jena) **141**, 269 (1954a). — Planta (Berl.) **44**, 286 (1954b). — Pätau, K.: Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — Pohl, R.: Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 132 (1951). — Snow, R.: New Phytologist **36**, 283 (1937).

Dr. habil. Eike Libbert, Berlin N 4, Invalidenstraße 42.

Planta, Bd. 45, S. 82—93 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt.

DIE SAMENKEIMUNG IM TENSIOSTATEN *.

Von

WALTER KAUSCH.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. September 1954.)

Einleitung.

Von den niedrigen mit dem Tensiometer gemessenen Bodensaugkraftwerten ausgehend (ROGERS 1935, FLEISCHHAUER-BINZ 1949), diskutierten HUBER (1951) und HUBER und MERKENSCHLAGER (1951) bei der Samenquellung und Keimung „physiologische Wirkungen kleinster Saugkräfte" von wenigen Hundertstel Atmosphären. Sie messen solche niedrigen „Saugkräfte" beim Jacobsen-Keimgerät als Hubhöhe des Filtrierpapierdochtes, bei dem von HUBER und MERKENSCHLAGER entwickelten *Tensiostaten* als Hubhöhe der Wassersäule zwischen Keimbett und Wasserreservoir. Geringfügige Vergrößerung der Hubhöhe ergibt bei beiden Apparaten erhebliche Verzögerungen der Keimgeschwindigkeit.

In einer kurzen Mitteilung (KAUSCH 1952) konnte bereits darauf hingewiesen werden, daß die Keimung nicht durch die von der Hubhöhe der Wassersäule repräsentierte Saugkraft, sondern durch Veränderung der Wassernachleitung zu den Samen beeinflußt wird. Dies soll im folgenden genauer dargelegt werden.

A. Der Hubhöheneffekt.

1. Der Feuchtesprung im Keimbett des HUBERschen *Tensiostaten.*

Da beim Tensiostaten (HUBER und MERKENSCHLAGER 1951) als Keimbett Bildhauerton benützt wird, der in einen Trichter eingepreßt ist, können auf ihn die Erfahrungen mit der Tensiometertonzelle (STOCKER und KAUSCH 1952, KAUSCH 1954) direkt angewandt werden. Solange an den Tonkörper keine Saugspannung (Hubhöhe) angelegt ist, breitet sich ein einheitlicher Wasserfilm darüber aus. Bei steigender Saugspannung wird dieser Film in den Ton zurückgesaugt (KAUSCH 1952, 1954) und löst sich in Einzelmenisken auf, so daß die Tonpartikel an ihrer Oberfläche nur noch von einer dünnen Wasserhaut benetzt sind. Die Einsaugung ist bei größeren Hubhöhen noch stärker. Frl. MERKENSCHLAGER (1950, S. 6) schreibt selbst: „Es gelang mir mit meinem Material allerdings nicht, die Quecksilbersäule bis zur Barometerhöhe zu

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

bringen, da der Ton in der obersten Schicht auszutrocknen begann ..." In den dünnen Wasserschichten der Tonpartikel ist die Nachleitung so erschwert, daß der Nachschub zum darüberliegenden Filtrierpapier nur sehr langsam vor sich geht. Das gleiche gilt dann vom Übergang zwischen Filtrierpapier und Samen; letztere haben nur noch eine *beschränkte Berührungsfläche* mit dem Capillarwasser, und der Nachschub von dort her reicht nicht mehr aus, um die maximale Quellungsgeschwindigkeit zu erzielen, zumal fortgesetzt noch ein Verdunstungsverlust hinzukommt.

2. Das Feuchtegefälle im Filtrierpapierdocht des Jacobsen-Keimgeräts.

Beim Jacobsen-Keimgerät verursacht der Verdunstungsverlust ein Feuchtegefälle im Filtrierpapierdocht von unten nach oben. Das läßt sich leicht nachweisen, wenn man trockene Filtrierpapierstreifen von 1—2 cm Breite in Wasser hängt: Die Steighöhe des Wassers als Funktion der Zeit verläuft in einer Hyperbel. Die Kurve wird steiler oder flacher, je nachdem, ob bei dem Versuch die Verdunstung gehemmt oder gefördert wird, und sie erreicht bei der frei ohne Verdunstungsschutz in Luft hängenden Filtrierpapierstreifen früh die Asymptote (Kausch 1952, Abb. 2). Das dabei von unten nach oben bestehende Gefälle des Wassergehaltes kann man durch Gewichtsbestimmung nachweisen.

Tabelle 1. *Feuchtegefälle im vertikalen 2 cm breiten Filtrierpapierstreifen.*

Wassergehalt der 2 cm-Abschnitte (mg)	
Wägung normale aufrechte Lage (Eintauchende unten)	
85	108
96	110
94	109
97	120
110	140
Wägung verkehrte aufrechte Lage (Eintauchende oben)	
124	117
120	111
116	110
122	106
108	104

Tabelle 2. *Steiggeschwindigkeit von Wasser (cm/15 min) und Wassergehalt in senkrecht aufgehängten Filtrierpapierstreifen.*

1	2	3	g_3
3,4	4	3,6	137
1,1	1,2	1,5	110
0,7	1,1	0,9	101
0,6	0,9	1,0	100
0,5	0,8	0,7	101
0,45	0,65	0,7	96
0,30	0,65	0,7	98
0,25	0,6	0,6	96
0,25	0,5	0,55	94
0,20	0,4	0,55	94
0,15	0,45		90
0,15	0,45		
0,15	0,40		
0,10	0,35		
0,10	0,35		
0,10	0,3		

1 = Streifen frei in der Luft.

2 = Streifen in einem abgedeckten Meßzylinder.

3 = Streifen im abgedichteten mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleideten Meßzylinder.

g_3 = Gewicht der 2×2 cm Filtrierpapierabschnitte von 3 in mg.

Die Filtrierpapierstreifen wurden dazu durch Bleistiftstriche in 2 cm lange Stücke unterteilt und an einem Stativ senkrecht aufgehängt, so daß sie ~ 1 cm in Wasser eintauchten. Nach der Steighöhenbeobachtung wurde der ganze Streifen an die Transpirationswaage gehängt und gewogen. Jeweils 2 cm wurden dann abgeschnitten und der Rest wieder gewogen. (So ergaben sich die Gewichte der 2 cm-Stücke.) Die ganze Wägung war in 2—3 min durchgeführt (Tabelle 1).

Zur Kontrolle wurde ein Streifen umgekehrt aufgehängt gewogen (Eintauchende nach oben, Tabelle 1). Es ergab sich auch hier ein Gefälle im ursprünglich richtigen Sinne, obwohl jetzt Verdunstung, Saugung des weniger angefeuchteten Papiers und Gravitation während des ganzen Wägevorgangs diesem Gefälle entgegenwirkten (Tabelle 1).

Selbst im abgedichteten und mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleideten Zylinder entstand bei praktisch fehlender Verdunstung noch ein Gefälle in den Streifen (Tabelle 2). Dies ist sicher auf die Struktur des Filtrierpapiers zurückzuführen, ähnlich wie bei dem Feuchtegefälle in einer mit Wasser in Berührung stehenden Erdsäule die Bodenstruktur eine Rolle spielt.

B. Versuche mit einem Tensiostaten ohne Nachleitwiderstand.

1. Die Apparatur.

Mit einer vereinfachten Methode, bei der das sowohl im Jacobsen-Gerät als auch im HUBER-MERKENSCHLAGERschen Tensiostaten auftretende Feuchtegefälle praktisch vermieden ist, konnte bereits früher gezeigt werden, daß die Verzögerung der Quellung nicht durch die aus der Hubhöhe zu errechnende geringe Saugkraft verursacht sein kann (KAUSCH 1952). (Als Kriterium des Keimbeginns diente der Austritt der Radikula aus Samen bzw. Frucht.) Für die Versuche wurden die bei STOCKER und KAUSCH (1952) beschriebenen mit Drahtnetz versehenen zweiteiligen Glasrohre nach geringfügiger Änderung benutzt (KAUSCH 1952, Abb. 1). Bedenken gegen eine aphysiologische Wirkung des Drahtnetzes konnten fallen gelassen werden, nachdem Kontrollkeimversuche auf Drahtgewebe und Filtrierpapier in Petrischalen keinen Unterschied erbracht hatten[1]. Drahtgewebe wurde vorgezogen, weil es genau gleichmäßig geometrisch definierte und meßbare Poren hat, was für den weiteren Ausbau der Versuche wünschenswert schien.

2. Versuche über den Einfluß der Hubhöhe auf die Keimung.

Bei den ersten Versuchsreihen wurden die Samen bei der Hubhöhe 0 direkt auf das Drahtnetz ausgelegt, und dann wurde die gewünschte Hubhöhe eingestellt. Bei späterem Abweichen von diesem Vorgehen zeigten sich keine merklichen Differenzen in den Ergebnissen (s. S. 86).

Bei der Kresse und in vermehrtem Grade bei Weizen zeigten sich im Laufe der Keimwurzelentwicklung geringe Unterschiede in der durchschnittlichen Keimwurzel-

[1] Diese Kontrolle ist in der früheren Mitteilung (KAUSCH 1952) nicht erwähnt worden.

länge nach 24 Std, und zwar stieg diese bei der Kresse von 0 zu 2,5 zu 5 cm Hubhöhe an und fiel über 7,5 nach 10 cm wieder ab (Tabelle 3); diese Differenzen sind aber mehrfach geringer als bei MERKENSCHLAGER und durch Längenmessung kaum zu fassen. Beim Weizen wurde bei 0 stets eine etwas raschere Keimung beobachtet, während zwischen 2,5 und 10 cm höchstens ein gelinder Abfall zu bemerken war.

Wägungen zeigten, daß die Unterschiede im Keimungsverhalten wie bei MERKENSCHLAGER auf Unterschieden der Quellung beruhen, wenn diese sich hier auch in sehr engen Grenzen halten.

Die Körner wurden mit der Pinzette aus dem Tensiostaten herausgenommen, kurz auf Filtrierpapier abgetrocknet, auf der Waagschale der Torsionswaage von Hartmann u. Braun, Frankfurt a. M., gewogen und dann sofort wieder auf das Keimbett des Tensiostaten übertragen (Tabelle 4).

Tabelle 3. *Keimung im Tensiostaten ohne Nachleitwiderstand bei verschiedenen Hubhöhen (12—16° C).*

Kresse*			Weizen**	
Hubhöhe cm	Zeit 24 Std	Zeit 51 Std	Hubhöhe cm	Zeit 70 Std
0	11	13	0	10
2,5	11	13	2,5	9
5,0	11	13	5,0	10
7,5	12	13	7,5	10
10,0	10	13	10,0	10

* Handelsübliche Gartenkresse, Röhrchen mit Drahtnetz je 15 Samen.

** Carsten V. Winterweizen (von der Landwirtschaftlichen Versuchsstation Darmstadt zur Verfügung gestellt).

Tabelle 4. *Gewichtszunahme von Weizenkörnern in Prozent des Anfangsgewichtes bei verschiedenen Hubhöhen.*

Hubhöhe cm	Stunden nach Versuchsbeginn 0	5	22	46
0	11,3	24,19	34,5	47,0
0	10,4	23,9	33,5	47,1
2,5	10,0	23,6	32,0	37,8
5	8,7	21,3	30,0	35,8
7,5	8,6	21,8	31,5	38,0
10	10,2	22,8	31,1	37,0

Waren die theoretischen Überlegungen zum Vergleich zwischen Tensiometer und Tensiostat richtig (KAUSCH 1952, 1954), dann konnte die den Quellungsunterschied bewirkende veränderte Wasserversorgung nur von einem Zurückweichen der Menisken in das Drahtnetz verursacht sein. Drahtnetze mit verschieden weiten Maschen bzw. andere Materialien mit verschieden weiten Poren müssen dann verschiedene Quellungsgeschwindigkeiten im Tensiostaten dadurch bewirken, daß das Wasser verschieden weit zurückgesaugt wird. Der Beweis dafür gelang an Jenaer Glasfiltertrichtern (Tabelle 5).

Das Zurückbleiben der Gewichtszunahme ist bei dem weitesten Filter G1 sehr deutlich. Die Quellung ging dagegen in allen Glasfiltertrichtern gleichmäßig vor sich, wenn zwischen Fritten und Weizenkörner Filtrierpapier eingelegt, und insbesonders dann, wenn die Hubhöhe nach Einlegen des Filtrierpapiers von oben her eingestellt wurde.

3. Der Einfluß der Benetzungsfläche.

Durch das Zurückweichen des Wassers in das Keimbett wird letzten Endes die benetzte Fläche des Samens verkleinert. Das beweisen nicht

Tabelle 5. *Quellung von Weizenkörnern in Glasfiltertrichtern verschiedener Porenweite bei 7,5 cm Hubhöhe.*

Glasfilter	Nummer des Versuchs	Gewichtszunahme in Prozent Anfangsgewicht nach				
		0 Std	12 Std	48 Std	72 Std	96 Std[1]
G 4	1	22,5	28,4	31,3	32,9	33,6
	2	23,5	29,7	32,3	33,0	35,1
G 3	3	22,5	28,4	31,6	33,3	36,6
	4	21,8	27,7	30,2	31,8	34,5
G 2	5	22,3	28,3	31,7	33,4	36,1
	6	23,2	28,3	31,2	32,6	34,0
G 1	7	21,9	27,6	30,1	30,9	31,8
	8	21,4	27,6	29,6	30,6	31,6

[1] Keimprobe = 20 Körner.

nur Beobachtungen mit dem Horizontalmikroskop an Weizenkörnern auf der Platte einer Jenaer Eintauchnutsche 36 G 1, sondern sehr schön auch Messungen an Uhrschälchen auf Jenaer Filtertrichtern 11 G 1—4 (Abb. 1) und auf mit Filtrierpapier bespannten Filtrationseinrichtungen (Tabelle 6).

Die Glasfiltertrichter wurden als Tensiostaten auf wassergefüllte 500 cm^3-Meßzylinder aufgesetzt, die Hubhöhe wurde durch Senken der Wasserfläche eingestellt, und dann Uhrschälchen (⌀ 4 cm) mit der Wölbung auf die Fritten aufgesetzt und der Durchmesser ihrer von unten her benetzten kreisförmigen Fläche, die man im durchfallenden Licht gut erkennen kann, mit dem Stechzirkel von oben her abgegriffen (Abb. 1).

Während in allen Versuchen der Tabelle 6 die Abhängigkeit der benetzten Fläche des Uhrschälchens von der Hubhöhe bedeutend ist, sind die Differenzen zwischen den Porengrößen G 1—4 nicht sehr erheblich (wenn auch wie bei G 1 deutlich). In allen Fällen, auch bei Filtrierpapier, das sich unter dem Gewicht des Uhrschälchens etwas durchbiegt, ist die Verkleinerung der benetzten Fläche zwischen 0 und 2,5 cm Hubhöhe sehr viel stärker als bei weiterer Vergrößerung der Hubhöhe. Sie nimmt in diesem unteren Bereich bereits bei einer Niveaudifferenz von wenigen Millimetern stark ab (Tabelle 7). Die das freie Wasser tangierende Fläche der Samen muß somit für die Quellungsgeschwindigkeit ausschlaggebend sein. Das zeigt endgültig ein Vergleich des Wassergehaltes der Rundfilter mit demjenigen der aufgelegten Weizenkörner während eines Quellungsversuches im Tensiostaten (Tabelle 8).

Die kleinen Rundfilter waren zur Wägung an der Transpirationswaage mit Silberdrahthäkchen versehen worden. Sie wurden auf das Tensiostatennetz aufgelegt, nachdem mehrere Stunden vorher die Hubhöhe eingestellt war. Auffällig war beim Auflegen bereits die verschiedene Geschwindigkeit, mit der die Scheiben das Wasser aufsogen.

Tabelle 6. *Benetzte Fläche (mm ⌀) in Abhängigkeit von Hubhöhe und Korngröße.*

Filter bzw. Filtrierpapier (F)	Hubhöhe in cm				
	0	2,5	5	7,5	10
1	32	13	6	2—3	—
2	31	14	9	7	4
3	32	15	10,5	8	7,5
4	31	15	11	10	8
F	40	27	22	20	17

F = Filtrierpapier Nr. 595 Schleicher u. Schüll.

Tabelle 7. *Benetzte Fläche des Uhrschälchens auf dem Filter G 1.*

Hubhöhe cm	Benetzte Fläche (mm ⌀)
0	32
0,5	24
1	18
2,5	13

Tabelle 8. *Wasseraufnahme des Filtrierpapiers und der Weizenkörner im Drahtnetztensiostaten (in % Anfangsgewicht).*

Tensiostat Nr.	Hubhöhe	Filtrierpapier	Weizen
9	0	310,1	53,4
1	0,2	285,7	37,9
7	5	241,0	33,2
6	7,5	229,3	33,3
2	2,5	216,4	34,0
5	10	212,9	32,7
4	7,5	201,7	32,1

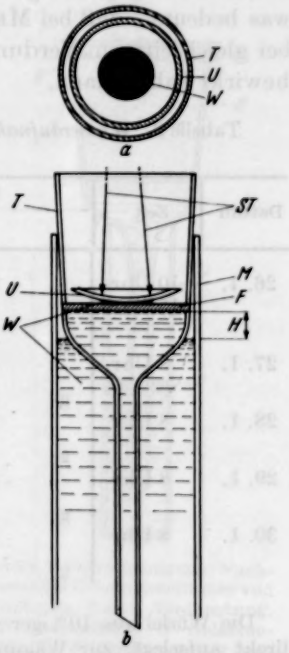

Abb. 1 a u. b. Vorrichtung zur Messung der benetzten Fläche bei verschiedener Hubhöhe. a Aufsicht, b Längsschnitt. *T* Glasfiltertrichter; *F* Fritte; *U* Uhrschälchen; *St* Stechzirkel angedeutet; *M* Meßzylinder nach unten nicht ganz ausgeführt; *W* Wasser (in *a* durchscheinend); *H* Hubhöhe.

Es ergibt sich eine weitgehende Parallelität: Ordnet man die Wassergehalte der Rundfilter und die der Weizenkörnerproben jeweils in eine Reihe, dann sind Filter und Keimprobe des gleichen Tensiostaten einander fast immer zugeordnet. Dabei braucht die Reihenfolge in der Richtung abnehmender Hubhöhe nicht unbedingt eingehalten zu sein.

Daß die *direkte Berührung mit dem Wasser* ein wesentlicher Faktor für den Verlauf der Quellung ist, hat G. MERKENSCHLAGER bei der Zusammenstellung ihrer Kurve der mittleren Keimdauer von Weizen in Abhängigkeit von der Saugkraft übersehen. Der 1. Teil der Kurve ist aus Tensiostatwerten, der 2. Teil aus einer Tabelle von MÄGDEFRAU (1930) zusammengestellt. Eine Überschneidung der verschieden gewonnenen Werte ist dadurch vermieden. Verlängert man die aus den MÄGDEFRAUschen Zahlen gewonnene Kurve mit *allen* Punkten im Diagramm nach links, dann liegt diese erheblich über den Tensiostatwerten mit einer Asymptote bei ~ 100 Std; denn solange dauert es, bis in der Versuchsanordnung von MÄGDEFRAU auch über reinem Wasser Keimung erfolgt, während im Tensiostaten die mittlere Keimdauer ~ 50 Std beträgt. In der Versuchsanstellung von MÄGDEFRAU nehmen die Weizenkörner Wasserdampf aus der Luft auf, und dies ist ein wesentlicher Unterschied zu den Tensiostatversuchen, wo sie direkt mit dem flüssigen Wasser in Berührung sind.

C. Die Quellung als Wassernachschubproblem.

Modellversuche mit Gelatinescheibchen.

HUBER und MERKENSCHLAGER (1951) haben im Modellversuch die Quellung von Gelatinescheibchen verfolgt und dabei ähnlich wie bei der Samenkeimung ein Nachlassen der Gewichtszunahme mit steigender Hubhöhe festgestellt; von Hubhöhe 7,5 cm ab konnten sie sogar einen Gewichtsverlust bemerken. Mit Gelatine im vereinfachten Tensiostaten kann man dagegen zeigen, daß auch hier die Unterschiede verschwinden, was bedeutet, daß bei MERKENSCHLAGER nur der erschwerte Nachschub bei gleichzeitigem Verdunstungsverlust die Verminderung der Quellung bewirkt haben kann.

Tabelle 9. *Wasseraufnahme von Gelatineblöckchen im Drahtnetztensiostaten ohne Filtrierpapier.*

Datum	Zeit		Gewicht und Gewichtsänderung (g) in mg bei Hubhöhe				
			0	0	2,5	5	10
26. 1.	10 Uhr		1059	1166	1071	1067	1131
	15 Uhr		1354	1463	1395	1250	1392
		g	295	297	324	183	261
27. 1.	8 Uhr		1490	1648	1587	1431	1555
		g	136	185	192	181	163
28. 1.	8 Uhr		1524	1663	1598	1457	1586
		g	34	15	11	26	31
29. 1.	8 Uhr		1533	1719	1612	1447	1641
		g	9	56	14	—10	55
30. 1.	8 Uhr		1606	1754	1598	1323	1483
		g	73	35	—14	—124	—158

Die Würfel aus 10%iger Gelatine wurden auf das Drahtnetz des Tensiostaten direkt aufgelegt, zur Wägung auf der Torsionswaage mit der Pinzette herausgenommen und durch rasches Absaugen mit Filtrierpapier von überschüssigem Wasser befreit. Die Gelatinescheibchen waren bei dem Versuch zwar etwa gleich schwer, hatten aber nicht genau gleiche Form und deshalb auch nicht genau gleiche Auflagefläche. Die Zahlen sind aber auch so überzeugend.

Im ersten Augenblick überraschend war der *Gewichtsverlust* am 4. Tage. Daß er auf einem *Substanzverlust* infolge Lösung der Gelatine beruht, konnte refraktometrisch nachgewiesen werden. Da er aber erst nach mehreren Tagen eintritt, kommt er zur Erklärung der Gewichtsabnahme der Gelatinescheibchen bei MERKENSCHLAGER nicht in Frage. Vielmehr muß hier der Verdunstungsverlust entscheidend gewesen sein.

Auf das Drahtnetz eines besonders gegen Verdunstung geschützten Tensiostaten wurde ein Würfel 10%iger Gelatine von 8 cm³ gelegt und die Anordnung bei der Hubhöhe 5 cm 7 Tage lang stehengelassen. Die refraktometrische Untersuchung des Tensiostatwassers ergab einen merklichen Gehalt an Gelatine, wobei noch ein Teil im Drahtnetz hängen geblieben sein dürfte.

Der *Verdunstungsverlust* von Gelatine wurde in speziell als Tensiostaten hergerichteten Glasfiltertrichtern 11 G 3 nachgewiesen (Abbildung 2).

Dabei dienten als Eintauchgefäße enge Präparateröhrchen, deren Wasser gegen Verdunstung mit Paraffinöl überschichtet war. In die Filtertrichter wurden Gelatinezylinder eingepaßt; die offene Berührungsnaht Trichterwand—Gelatine wurde mit einem Paraffin-Vaselinering abgedichtet, sowie der Trichter mit einer Petrischalenhälfte bedeckt. Bei Hubhöhe 7,5 cm wurde im Versuchsgewächshaus 24stündlich die gesamte Versuchsanordnung gewogen und hierbei ein Gewichtsverlust von jeweils 0,05—0,08 g festgestellt (Abb. 2).

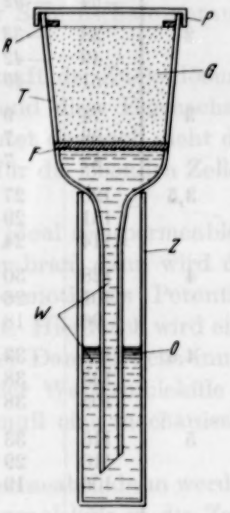

Abb. 2. Vorrichtung zum Nachweis des Gewichtsverlustes von Gelatine durch Verdunstung. *P* Petrischale; *G* Gelatineblock; *P* Dichtungsring aus Paraffin; *Z* Zylinderglas; *W* Wasserfüllung; *O* Paraffinöl.

Beide Ursachen für Gewichtsverlust konnten in *einem* Versuch zusammen sichtbar gemacht werden.

Je 3 mit Rundfiltern versehene Petrischalen, ⌀ 8 cm, wurden mit 1, 2, 3, 3,5, 4, 4,5, 5, 6, 8, 12 cm^3 dest. Wasser beschickt. Darauf wurden vorher gewogene Gelatinezylinderchen (10%ig, Höhe 7 mm, ⌀ 14 mm) eingelegt. Nach je 24 Std wurde erneut gewogen. Die Gewichtszu- bzw. -abnahme nach je 24 Std gibt Tabelle 10.

In den mit 1 cm^3 H_2O beschickten Petrischalen trat schon in den ersten 24 Std ein Gewichtsverlust ein, obwohl das Filtrierpapier gut bewässert und, wie Kondensationserscheinungen am Petrischalendeckel zeigten, auch genug freies Wasser vorhanden war. Der Gewichtsverlust griff am 2. Tage auch auf die „2 cm^3-Schalen" über und dehnte sich, obwohl am 3. Tage die Feuchte im Gewächshaus bei bewölktem Himmel höher war, immer weiter aus. Offensichtlich verloren die Gelatinezylinder Wasser durch Verdunstung, und um so mehr, an je weniger Flüssigkeit sie angrenzten. Dagegen wurde bei den reichlich bewässerten Schalen die anfangs sehr große Gewichtszunahme sukzessive geringer, um am 5. Tage von einer starken Abnahme abgelöst zu werden. Der Verlust durch Auflösung der Gelatine in Wasser wird hier sichtbar. In der Vertikalen der Tabelle wird die Staffelung der Zu- und Abnahmewerte nach den eingefüllten Wassermengen deutlich. Im mittleren Gebiet (4, 4,5 cm^3) konkurrieren am 5. Tage Verdunstungs- und Lösungsverlust mit dem Quellungsgewinn derart, daß der Endeffekt bei den einzelnen Zylinderchen der Reihen verschieden resultiert.

Eine ähnliche Abstufung ergaben entsprechende Versuche für die Keimung von Weizen (Tabelle 11).

Tabelle 10.
Quellung von Gelatinescheiben in Abhängigkeit von der Wassermenge.
(Gewichtszu- bzw. -abnahme in mg/Tag.)

Wassermenge cm³	Tag nach Versuchsbeginn				
	1.	2.	3.	4.	5.
1	*—73*	*—90*	*—88*	*—68*	*—68*
	—87	*—89*	*—83*	*—66*	*—64*
	—64	*—92*	*—84*	*—74*	*—62*
2	38	*—33*	9	*—77*	*—49*
	49	*—42*	15	*—85*	*—46*
	51	*—40*	8	*—78*	*—49*
3	74	9	20	*—20*	*—75*
	88	7	17	*—13*	*—66*
	87	7	21	*—18*	*—64*
3,5	120	27	24	*— 9*	*—10*
	161	29	24	*—18*	*— 9*
	114	24	25	*— 9*	*— 3*
4	128	30	38	26	*—97*
	101	26	43	23	*— 1*
	96	18	41	20	*—32*
4,5	123	33	49	40	*—79*
	125	38	61	42	33
	105	38	46	33	*— 7*
5	115	33	26	*— 5*	14
	110	29	36	14	39
	106	19	34	3	25
6	121	36	55	53	*—137*
	163	62	80	63	*—148*
	133	36	60	20	*—166*
8	151	61	82	37	*— 21*
	141	48	70	15	*—127*
	117	50	75	*— 4*	*—186*
12	175	73	109	35	*—213*
	179	68	103	55	*—267*
	195	86	127	43	*—226*

Tabelle 11. *Keimung von Weizen bei Gegenwart verschiedener Wassermengen.*
(Nach 42 Std noch nicht ausgekeimte Körner.)

Wassermenge cm³	Versuchsreihe	
	1	2
15	— 6	— 7
12	— 6	— 5
10	— 4	— 6
8	— 5	— 8
6	— 6	— 5
5	— 8	— 7
4,5	—10	—12
4	—11	—18
3,5	—24	—15
3	—18	—18
2,5	—20	—22
2	—36	—37

Petrischalen wurden mit Rundfiltern versehen und je 2 mit 15, 12, 10 . . . 2,5 und 2 cm³ Aqua dest. beschickt. Je 50 Weizenkörner wurden regelmäßig, die Bauchfläche nach oben, eingelegt. Gewogen wurde wie bei den Tensiostatversuchen S. 85.

Damit ist die Hubhöhenabhängigkeit als eine *Nachschubabhängigkeit* geklärt, die keine Beziehung zu den von den Hubhöhen dargestellten geringen Saugkräften hat. Ähnlich wie beim Tensiometer, so stellt sich auch beim Tensiostaten von HUBER und MERKENSCHLAGER ein steiles Feuchtegefälle zwischen dem wassergefüllten Innern des Apparats und der Außenfläche des Tonkörpers ein. Durch das Zurückweichen des capillaren Wassers in den Tonkörper wird die Nachschubbasis für die aufgelegten Weizenkörner (bzw. andere Samen) schmäler, die Quellung somit verzögert und damit die Keimdauer schließlich verlängert.

D. Die Samenkeimung in osmotischen Lösungen.

Die Wirkung kleiner Saugkräfte auf die Samenkeimung wurde noch direkt durch Beobachtung der Keimung in Zuckerlösungen eingelegter

Samen geprüft (KAUSCH 1952). Dabei konnten Verzögerungen der Keimgeschwindigkeit erst bei Saugkräften ab ~ 5 Atm. beobachtet werden.

Die Gültigkeit der hier angewandten Methodik wurde von HUBER (1952) in Zweifel gezogen, indem er argumentiert: „. . . , daß Lösungen nur dann eine Saugkraft ausüben können, wenn sie vom Versuchskörper (Samen) durch eine ideal semipermeable Membran getrennt sind. Eine völlige Undurchlässigkeit gegenüber zehntausendstel molaren Zuckerlösungen dürfen wir aber nicht einmal für das Cytoplasma, noch viel weniger für die quellbaren Membranschichten der Samenschale voraussetzen."

Wenn HUBER für die Wirksamkeit der Saugkraft der Zuckerlösung eine ideal semipermeable Membran voraussetzt und diese Eigenschaft der testa der Weizenkörner abspricht, dann bedeutet das noch nicht die Unwirksamkeit der Zuckerlösung als Osmoticum für die lebenden Zellen des Weizensamens, im besonderen des Embryos.

a) Denken wir uns eine pflanzliche Zelle mit ideal semipermeabler, von einer hypertonischen Lösung umgebenen Membran, dann wird die Außenlösung gegenüber der Innenlösung ein osmotisches Potential haben, das sich als Saugkraft auf die Zelle auswirkt. Hierdurch wird eine Entwässerung der Zelle bis zum Gleichgewicht der Dampfdrucke innen und außen herbeigeführt, womit die Unfreiheit der Wassermoleküle in der Zelle vergrößert ist. — Im gleichen Sinne muß eine mechanische Saugkraft (Hubhöhe) wirken.

b) Ist die gedachte Membran nicht ideal semipermeabel, dann werden bei hypertonischer Außenlösung zusätzlich Zuckermoleküle in die Zelle diffundieren. Sie werden dort an Ort und Stelle die Bewegungsfreiheit der Wassermoleküle einschränken und dadurch das Zellgeschehen beeinflussen. — Bei mechanischer Saugkraft würden osmotisch wirksame Moleküle aus der Zelle austreten können (sofern Wasser benützt wird). Dadurch würde die Saugkraft des Zellinnern herabgesetzt, und somit, Mitwirkung geringer Wassermengen und idealer Ausgleich vorausgesetzt, der osmotische Wert der Zelle geringfügig verringert. Die gleichgebliebene mechanische Saugkraft würde aber nach dem Ausgleich eine höhere prozentuale Wirksamkeit gegenüber der Zelle haben als vorher. Unterschiede in der mechanischen Saugkraft (Hubhöhe) müßten sich demnach vor allem an vorgequollenem Saatgut auswirken. Gerade das aber mußte MERKENSCHLAGER (1950) auf Grund von Versuchen verneinen.

Eine Permeabilität der testa des Weizens für stark verdünnte Lösungen würde also nicht nur eine Wirksamkeit verdünnter Zuckerlösungen nicht ausschließen, sondern, was oben bereits experimentell widerlegt ist, eine erhöhte Wirksamkeit mechanischer Saugkraftdifferenzen zur Folge haben müssen.

E. Folgerungen.

Der pflanzliche Wasserhaushalt kann von dynamischen und von statischen Gesichtspunkten her beurteilt werden. Waren diese bisher als gleich wichtig angesehen, ja war dem statischen Teil sogar mehr Beachtung geschenkt worden, so hat sich sowohl bei vorstehenden Untersuchungen als auch bei Arbeiten am Tensiometer und in pflanzenphysiologischen Versuchen (STOCKER und KAUSCH 1952, KAUSCH 1954) gezeigt, daß das Nachschubproblem von zentraler Bedeutung ist. Die statischen Saugkräfte können häufig als Folge von erschwerter Nachleitung wirken. Ihre Bedeutung scheint neuerlich nicht so groß, wie man noch vor kurzem anzunehmen geneigt war. Mindestens aber sind niedrigere Saugkräfte von 1 Atm. und weniger ohne wesentlichen Belang.

Zusammenfassung.

In dem von HUBER und MERKENSCHLAGER entwickelten Tensiostaten wird, ähnlich wie beim Bodentensiometer, durch Anlegen einer Zugspannung an den Tonkörper das Wasser von der Oberfläche in den porösen Körper zurückgesaugt. Hierdurch wird die den Samen berührende Wasserfläche verringert und damit der Wassernachschub sowie Quellung und Keimung verlangsamt.

Beim Jacobsen-Gerät, wo die gleiche Erscheinung auftritt, gibt es ebenfalls, und zwar im Filtrierpapiersaugdocht, ein Feuchtegefälle.

In einem veränderten Tensiostaten wird nachgewiesen, daß Quellung und Keimung nicht von den durch die Hubhöhen ausgedrückten kleinsten Saugkräften beeinflußt werden.

Die Quellung von Gelatine wird von den gleichen Faktoren wie die Quellung der Samen beeinflußt. Hier ist auch der negative Einfluß der Verdunstung besonders deutlich. Bei mehrtägiger Quellungsdauer tritt bei der Gelatine außerdem ein Substanzverlust ein.

Die Samenkeimung in osmotisch wirksamen Zuckerlösungen läßt keinen Einfluß geringer Saugkräfte auf die Keimgeschwindigkeit erkennen.

Literatur.

FLEISCHHAUER-BINZ, E.: Die Messung von Bodensaugkräften mit Tensiometern. Planta (Berl.) **37**, 565 (1949/50). — GASSNER, G., u. G. BAUMGARTEN: Das osmotische Verhalten keimender Weizenkörner. Züchter **22**, 65 (1952). — HUBER, B.: Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot. **13**, 227 (1951). — Bemerkung zu vorstehender Mitteilung von W. KAUSCH. Planta (Berl.) **41**, 64 (1952). — HUBER, B., u. G. MERKENSCHLAGER: Über die Wirkung kleinster Saugkräfte auf die Samenkeimung. Planta (Berl.) **40**, 112 (1951). — KAUSCH, W.: Physiologische Wirkungen kleinster Saugkräfte? Planta (Berl.) **41**, 59 (1952). — Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren unter

besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. Planta (Berl.) **1955**. — Mägdefrau, K.: Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. Z. Bot. **24**, 417 (1930). — Merkenschlager, G.: Untersuchungen über den Einfluß der Wasserversorgung auf die Keimung von Samen mit besonderer Berücksichtigung kleinster Saugkräfte (unter 1 Atmosphäre). Diss. München 1950. — Oppawsky, G.: Über Quellung und Keimung von Samen in verschiedenen Medien. Diss. Kiel 1913. — Rogers, W. S.: A soil moisture meter depending on the capillary pull of the soil, with illustrations of its use in fallow land, grass orchards and irrigated orchards. J. Agricult. Sci. **25**, 326 (1935). — Stocker, O., u. W. Kausch: Bodenfeuchte und Tensiometermessung. Ber. dtsch. Wetterdienstes i. d. US-Zone **32** (1952). — Stoeckeler, J. H., and E. Aamodt: Use of tensiometers in regulating watering in forest nurseries. Plant Physiol. **15**, 589 (1940). — Walter, H.: Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Naturwiss. u. Landwirtsch. **1926**, H. 9.

Dr. Walter Kausch, Darmstadt, Roßdörferstr. 140,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Planta, Bd. 45, S. 94—105 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg.

ÜBER DIE WIRKUNG VON 2,4-DINITROPHENOL AUF NITRATREDUKTION UND ATMUNG VON GRÜNALGEN.

Von

ERICH KESSLER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. August 1954.)

I. Einleitung.

In den letzten zwei Jahrzehnten hat das 2,4-Dinitrophenol (DNP) in ständig zunehmendem Maße in der physiologischen und biochemischen Forschung Verwendung gefunden als ein Stoffwechselgift, welches die Hemmung energieverbrauchender Prozesse in pflanzlichen und tierischen Zellen ermöglicht (vgl. die zusammenfassende Darstellung von SIMON

Tabelle 1. *Durch DNP hemmbare energieverbrauchende Prozesse.*

	Objekt	Autor
Wachstum	*Avena*-Koleoptile; Maiswurzel	BONNER 1949; KANDLER 1950 u. a.
Zellteilung	Seeigel-Ei	KRAHL 1950 u. a.
Plasmaströmung	*Avena*-Koleoptile; Myxomyceten	SWEENEY u. THIMANN 1938; ALLEN u. PRICE 1950 u. a.
nichtosmotische Wasseraufnahme	Kartoffel; *Taraxacum*, *Rhoeo*	HACKETT u. THIMANN 1953; BOGEN 1953 u. a.
Ionenaufnahme	Möhre; Weizenwurzel	ROBERTSON u. Mitarbeiter 1951; BUTLER 1953 u. a.
Glucoseabsorption. . . .	Weizenwurzel	STENLID 1949
Fettsäuresynthese. . . .	*Arachis hypogaea*	NEWCOMB u. STUMPF 1952
Aminosäureassimilation und Proteinsynthese	*Staphylococcus*; Rattenleber	HOTCHKISS 1947; FRANTZ u. Mitarbeiter 1948 u. a.
Bildung adaptiver Enzyme	Bakterien; Hefe	MONOD 1944; REINER 1946 u. a.
Anthocyanbildung. . . .	*Saxifraga*-Blätter	EBERHARDT 1954
Assimilation von Glucose und organischen Säuren	Bakterien; Hefe	CLIFTON 1946; SIMON 1953 a u. a.
Photosynthese und Photoreduktion	Grünalgen *(Scenedesmus; Chlorella)*	GAFFRON 1942; HOLZER 1951
CO_2-Dunkelfixation . . .	Grünalgen *(Scenedesmus)*	HAVINGA u. Mitarbeiter 1953
Nitrat- bzw. Nitritreduktion	Grünalgen *(Ankistrodesmus)*	KESSLER 1953 a
Ammon-Assimilation . .	Grünalgen *(Chlorella)*; Hefe	SYRETT 1954; YEMM u. FOLKES 1954

1953b). Seit den Untersuchungen von LOOMIS und LIPMANN (1948) an tierischen sowie von BONNER und MILLERD (1953) an pflanzlichen Zellen weiß man, daß die Wirkung des DNP auf einem Eingreifen in den Phosphathaushalt und damit in ein entscheidend wichtiges System der Energieübertragung in der lebenden Zelle beruht. Infolge einer Entkopplung der Phosphorylierungen von den oxydativen Prozessen wird bei normaler oder sogar oft erheblich gesteigerter Atmung die Nutzung der freiwerdenden Energie für synthetische Reaktionen durch das DNP verhindert. Für eine größere Anzahl wichtiger biologischer Prozesse konnte seither mit Hilfe dieses Giftes die energetische Kopplung an die aerobe Atmung unter Beteiligung energiereicher Phosphatbindungen nachgewiesen werden (vgl. Tabelle 1).

Untersuchungen über den Mechanismus der Nitratreduktion von Grünalgen hatten uns zu der Auffassung geführt, daß innerhalb dieser endothermen Reaktionskette insbesondere die weitere Reduktion des Zwischenproduktes Nitrit im Dunkeln an die Energielieferung der aeroben Atmung gebunden ist (KESSLER 1953a, 1953b). Die Richtigkeit dieser Ansicht durch Versuche mit DNP zu beweisen, war das Ziel dieser Arbeit. Den Ausgangspunkt bildeten einige früher bereits mitgeteilte Vorversuche (1953a), die — allerdings zunächst auf stark saure Lösungen und relativ hohe DNP-Konzentrationen beschränkt — bereits eine spezifische Wirkung des DNP auf die Nitritreduktion hatten erkennen lassen.

II. Methodik und Versuchsobjekte.

Alle in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche wurden im Dunkeln durchgeführt. Die manometrischen Atmungsmessungen (KOH-Methode) erfolgten stets in Mol/50 Phosphatpuffer, um eine in Nitratnährlösung mögliche Beeinflussung der Atmung durch angehäuftes Nitrit von vornherein auszuschließen. Das DNP (Natriumsalz von Merck) wurde jeweils etwa 15 min vor Beginn der Messungen zugesetzt. Eine Veränderung des vorher eingestellten p_H-Wertes der Versuchslösungen durch das alkalisch reagierende DNP-Na-Salz fand in dem von uns verwendeten Konzentrationsbereich nicht statt. Dies sei betont, da die Wirkung des DNP in starkem Maße p_H-abhängig ist (STENLID 1949, SIMON und BEEVERS 1952 u. a.).

Bei der colorimetrischen Nitritbestimmung im Pulfrich-Photometer unter Verwendung des Grünfilters S 53 braucht die gelbe Farbe des DNP nicht berücksichtigt zu werden, da das DNP im Bereich dieses Filters kein Licht absorbiert. — Weitere methodische Einzelheiten sind in unseren früheren Arbeiten (1953a, b) beschrieben.

Versuchsobjekt war im allgemeinen der Marburger Stamm von *Ankistrodesmus braunii* (NÄGELI) BRUNNTHALER. Zum Vergleich wurden auch einige Versuche mit *Chlorella* cf. *ellipsoidea* GERNECK, Stamm „St", gemacht.

III. Ergebnisse.

1. Versuche mit Ankistrodesmus braunii.

a) Nitrit- und Nitratreduktion. Wie die in Abb. 1 dargestellten Versuche zeigen, kann man mit geeigneten DNP-Konzentrationen die Reduktion von Nitrit durch Algen in Phosphatpuffer vollständig hemmen.

Dies gilt in gleicher Weise für p_H 4,0 wie für p_H 6,5; nur liegen die zur Erreichung maximaler Wirkung erforderlichen DNP-Konzentrationen bei p_H 6,5 ($2 \cdot 10^{-3}$ mol DNP) wesentlich höher als bei p_H 4,0 ($2 \cdot 10^{-5}$ mol DNP). Abgesehen davon, daß *Ankistrodesmus* — entsprechend unseren früheren Befunden — bei p_H 6,5 Nitrit erheblich schneller reduziert als im stärker sauren Bereich, ist als einziger Unterschied die nur bei p_H 4,0 auftretende geringfügige Förderung der Nitritreduktion gegenüber den Kontrollen durch $1 \cdot 10^{-6}$ mol DNP festzustellen; sie liegt zwar innerhalb

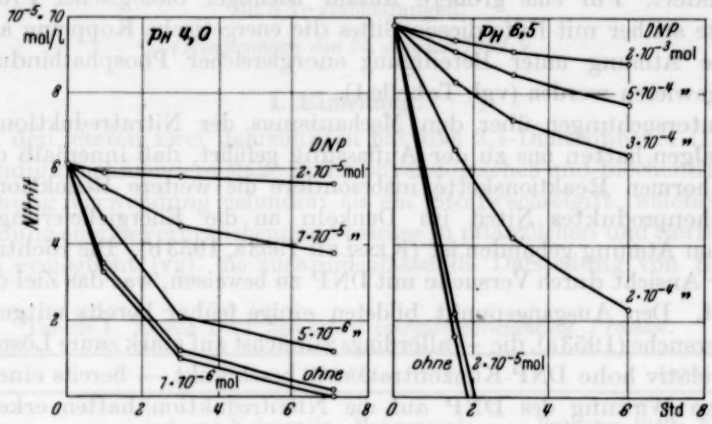

Abb. 1. Wirkung verschiedener DNP-Konzentrationen auf die Reduktion von Nitrit. Phosphatpuffer, p_H 4,0 und p_H 6,5. 0,5 mg Algen-Trockensubstanz/ml.

der Fehlergrenzen, wurde jedoch bei allen Versuchen gefunden. Eine ähnliche fördernde Wirkung sehr geringer DNP-Mengen beobachtete übrigens auch KANDLER (1950) bei Wachstumsmessungen an Maiswurzeln.

Wie bei allen biologischen Wirkungen des DNP (und anderer schwacher Säuren) ergibt sich somit auch hier eine starke Abhängigkeit vom p_H-Wert (vgl. dazu besonders SIMON und BEEVERS 1952). Die erheblich stärkere Wirksamkeit im sauren p_H-Bereich beruht, wie STENLID (1949) an Weizenwurzeln zeigen konnte, im wesentlichen auf einer bevorzugten Aufnahme der schwachen Säure DNP in freier, undissoziierter Form.

Um die Reversibilität der DNP-Wirkung auf die Nitritreduktion zu prüfen, wurden Algen, die sich 6 Std in $2 \cdot 10^{-5}$ mol DNP bei p_H 4,0 befunden hatten, zweimal auf der Zentrifuge ausgewaschen. Wurde anschließend Nitrit zugesetzt, so fand während der nächsten Stunden eine nur sehr geringe Nitritreduktion statt. Daß diese Algen jedoch nicht grundsätzlich geschädigt sind, geht aus ihrer hohen Atmung hervor. Auch zeigen sie, in frische Nährlösung übergeimpft, im Licht normales Wachstum.

Arbeitet man mit den gleichen DNP-Konzentrationen, welche die Reduktion von Nitrit vollständig verhindern, in nitrathaltiger Nähr-

lösung ($8 \cdot 10^{-3}$ mol KNO_3), so kommt es innerhalb von wenigen Stunden zur Anhäufung sehr großer Nitritmengen (Tabelle 2). Mithin läuft auch bei vollständig durch DNP gehemmter weiterer Verarbeitung des Nitrits der erste Teilprozeß der Nitratreduktion, die Reaktion Nitrat → Nitrit, weiter. *Das DNP bietet somit die Möglichkeit, die Nitratreduktion vollständig auf der Nitritstufe zu blockieren.* Da höhere DNP-Gaben (bis zu $1 \cdot 10^{-4}$ mol bei p_H 4,0) den Umfang der Nitritanhäufung kaum beeinflussen, muß man schließen, daß DNP die Reduktion des Nitrates bis zur Nitritstufe in keiner Weise beeinflußt; dies gilt selbst dann noch, wenn die Atmung schon stark gehemmt ist (z. B. bei $1 \cdot 10^{-4}$ mol DNP). Erst noch höhere, stark toxisch wirkende DNP-Konzentrationen führen zu verminderter Nitritbildung, und bei etwa $1 \cdot 10^{-3}$ mol DNP sterben die Algen ab, bevor es zu nennenswerter Nitritanhäufung kommt. — Niedrigere DNP-Gaben, welche die Reduktion von Nitrit nur unvollkommen hemmen (0,5 bis $1 \cdot 10^{-5}$ mol DNP bei p_H 4,0; vgl. Abb. 1), führen nur zu geringer bzw. kurzfristiger Ausscheidung von Nitrit in die Nährlösung. Die vollkommene Übereinstimmung der zu vollständiger Hemmung der Nitritreduktion und zu maximaler Nitritanhäufung in Nitratnährlösung notwendigen DNP-Menge ist im übrigen ein weiterer Beweis dafür, daß die Untersuchung der Reduktion von Nitrit eine einwandfreie Methode zur experimentellen Erfassung dieses Teilprozesses der vollständigen Nitratreduktion ist.

Tabelle 2. *Durch DNP hervorgerufene Nitritanhäufung in Nitratnährlösung bei p_H 4,0 ($2 \cdot 10^{-5}$ mol DNP) und p_H 6,5 ($2 \cdot 10^{-3}$ mol DNP). 0,7 mg Trockensubstanz/ml.*

	Nitritkonzentration (mol/l)	
	nach 1½ Std	nach 3 Std
p_H 4,0	$5{,}5 \cdot 10^{-5}$	$10{,}4 \cdot 10^{-5}$
p_H 6,5	$3{,}1 \cdot 10^{-5}$	$5{,}6 \cdot 10^{-5}$

Wird die normale Nährlösung im Verhältnis 1:10 verdünnt ($8 \cdot 10^{-4}$ mol KNO_3), so findet nach Zusatz von $2 \cdot 10^{-5}$ mol DNP bei p_H 4,0 gleichfalls eine kontinuierliche Ausscheidung von Nitrit statt, die jedoch nur etwa ein Zehntel der Kontrollen ausmacht. — In DNP-haltiger *nitratfreier* Nährlösung kommt es demgegenüber zu keiner Nitritanhäufung. Dies sei betont, da bei einigen Bakterien ein Abbau von DNP unter Bildung von Nitrit beobachtet wurde (Simpson und Evans 1953).

b) Atmung. Die bisher vorwiegend an heterotrophen Mikroorganismen, höheren Pflanzen und tierischen Geweben durchgeführten Untersuchungen über die Wirkung von DNP auf die Atmung hatten je nach DNP-Konzentration und p_H-Wert zum Teil erhebliche Steigerungen der Atmung bei geringen und zunehmende Atmungshemmung bei höheren DNP-Gaben gezeigt (z. B. Stenlid 1949, Newcomb 1950, Kandler 1950, Simon 1953a, Beevers 1953). Die beobachteten maximalen Atmungswerte lagen, von Objekt zu Objekt sehr verschieden, zwischen Steigerungen von wenigen Prozenten und mehreren hundert Prozent der Kontrollen.

Das Ergebnis einiger Atmungsmessungen an *Ankistrodesmus* zeigt Abb. 2. Sowohl bei p_H 4,0 als auch bei p_H 6,5 lassen sich durch DNP in geeigneter Konzentration überaus starke Erhöhungen des respiratorischen O_2-Verbrauches erreichen. In einzelnen Versuchen wurden Höchstwerte von mehr als 500% der Kontrollen beobachtet. Das Maximum der Atmungssteigerung lag bei $5 \cdot 10^{-6}$ mol DNP (p_H 4,0) bzw. $2 \cdot 10^{-4}$ mol DNP (p_H 6,5), bei DNP-Konzentrationen, welche die Nitritreduktion bereits erheblich hemmen (Abb. 1). Bei höheren DNP-Gaben wird die Atmungssteigerung geringer und geht schließlich in eine Hemmung über. In dem Bereich, wo der respiratorische Sauerstoffverbrauch

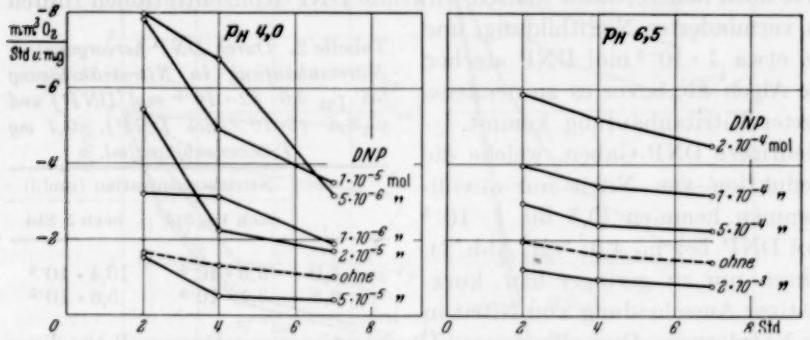

Abb. 2. Wirkung verschiedener DNP-Konzentrationen auf den respiratorischen O_2-Verbrauch. Phosphatpuffer, p_H 4,0 und p_H 6,5. KOH-Methode. 1,3 mg Trockensubstanz/ml.

wieder etwa dem der Kontrollen entspricht, ist die Hemmung der Nitritreduktion durch DNP vollständig (vgl. Abb. 1).

Nicht unerwähnt bleiben darf, daß zwar die Atmungsmaxima in allen Versuchen bei den gleichen DNP-Konzentrationen lagen, daß aber die Absolutwerte des respiratorischen Sauerstoffverbrauches und vor allem auch die Relativwerte im Vergleich zu den DNP-freien Kontrollen von Versuch zu Versuch recht stark variierten. Ähnliche Beobachtungen wurden auch von NEWCOMB (1950) an Tabak-Callus gemacht und zum Teil auf geringfügige Schwankungen des p_H-Wertes der Versuchslösung zurückgeführt. In unserem Fall dürften diese Differenzen zumindest zum Teil auf Unterschieden im Alter und damit auch der Dichte und des Lichtgenusses bei der Kultur der verwendeten Algen beruhen. Bei älteren Kulturen, die eine geringere Atmung haben, wurden in der Regel stärkere Atmungssteigerungen beobachtet als bei jüngeren (vgl. SIMON 1953b).

Der Vergleich des zeitlichen Verlaufes der Atmung bei p_H 4,0 und p_H 6,5 (Abb. 2) ergibt als einzigen Unterschied einen allein im sauren p_H-Bereich auftretenden und insbesondere bei höheren DNP-Konzentrationen ausgeprägten Atmungsabfall von der zweiten zur vierten Versuchsstunde. Wahrscheinlich ist dies eine Folge der verstärkten und beschleunigten Aufnahme des DNP in undissoziierter Form, in der es im sauren p_H-Bereich zum großen Teil vorliegt (vgl. STENLID 1949, SIMON

und BEEVERS 1952), so daß nach einigen Stunden die maximal atmungsfördernde DNP-Konzentration im Innern der Zelle überschritten wird.

Bei vergleichenden Atmungsmessungen in nitrathaltiger Nährlösung unter Zusatz von DNP machten wir die Beobachtung, daß trotz erheblicher Nitritanhäufung die Atmung innerhalb der Versuchszeit den gleichen Verlauf zeigte wie bei den in Abb. 2 dargestellten in Phosphatpuffer durchgeführten Versuchen. Dies legte die Vermutung nahe, daß die sonst durch Nitrit im sauren p_H-Bereich hervorgerufene starke Steigerung der Atmung (KESSLER 1953a) durch DNP unterbunden wird. Setzt man Algensuspensionen in DNP-haltigem ($1 \cdot 10^{-5}$ mol) und in DNP-freiem Phosphatpuffer Nitrit zu, so findet nur in Abwesenheit von DNP jene starke Erhöhung des respiratorischen O_2-Verbrauches statt (Abb. 3). Die zusätzliche „Nitritatmung" wird also durch DNP verhindert, während die normale endogene Atmung durch die hier benutzte (die Nitritreduktion weitgehend hemmende) DNP-Konzentration gesteigert wird. Das gleiche Ergebnis erhält man auch dann, wenn durch höhere DNP-Gaben (2 oder $5 \cdot 10^{-5}$ mol bei p_H 4,0) die Atmung nur in geringerem Maße gesteigert bzw. unter das Niveau der Kontrollen herabgesetzt ist. Auch die Menge des zugegebenen Nitrits ($6 \cdot 10^{-5}$ oder $1 \cdot 10^{-4}$ mol/l) ändert daran nichts.

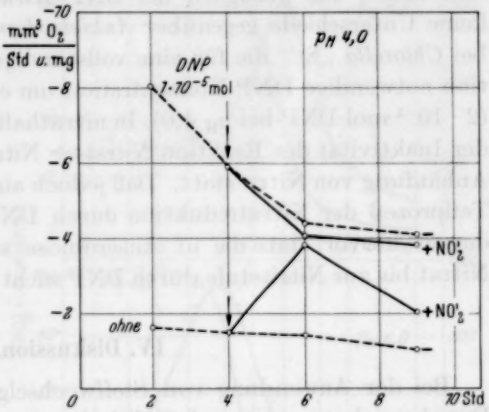

Abb. 3. Wirkung von Nitrit ($1 \cdot 10^{-4}$ mol/l bei ↓ zugesetzt) auf den respiratorischen O_2-Verbrauch in An- und Abwesenheit von DNP ($1 \cdot 10^{-4}$ mol). Gestrichelte Kurven: Kontrollen ohne Nitritzusatz. Phosphatpuffer, pH 4,0. KOH-Methode. 0,5 mg Trockensubstanz/ml.

Schließlich ist noch der Atmungsquotient $\left(RQ = \frac{CO_2}{O_2}\right)$ in An- und Abwesenheit von DNP von Interesse, da mehrfach bei höheren Pflanzen (NEWCOMB 1950, BEEVERS 1953) und Pilzen (SIMON 1953a) das Auftreten von aerober Gärung bei höheren DNP-Konzentrationen beobachtet wurde. Dies trifft für *Ankistrodesmus*, jedenfalls in anorganischer Nährlösung, nicht zu. Zwar steigt der normalerweise (in Abwesenheit von Nitrat) bei 1,0—1,05 liegende *RQ* bei einer DNP-Konzentration von $5 \cdot 10^{-5}$ mol auf etwa 1,3 an; da aber unter diesen Bedingungen die Atmung bereits erheblich herabgesetzt ist, ist trotz des relativ hohen Quotienten die zusätzliche CO_2-Entwicklung nur sehr gering und nicht größer als bei Algen ohne DNP oder bei Anwendung geringerer DNP-Konzentrationen (1 bis $2 \cdot 10^{-5}$ mol).

2. Versuche mit Chlorella cf. ellipsoidea, Stamm „St".

Bezeichnend für diesen Stamm ist eine ungewöhnlich hohe Resistenz gegen H-Ionen, die dieser Alge ein kräftiges Wachstum auch noch bei p_H 2,5 ermöglicht. Auch die Nitratreduktion weist bei *Chlorella* „St" im Vergleich zu anderen Algen einige Besonderheiten auf: Während im Licht Nitrat in normaler Weise reduziert wird, findet im Dunkeln gewöhnlich kaum Nitratreduktion statt. Nitrit dagegen wird, besonders im sauren p_H-Bereich, sehr schnell verarbeitet. Durch starke Vorbelichtung in Abwesenheit von Nitrat sowie durch Anwendung von „Nitrat-

gemisch" (n/10 $NaNO_3$ + n/100 HNO_3) läßt sich jedoch auch im Dunkeln eine Reduktion von Nitrat erzwingen (KESSLER 1953b), desgleichen durch Zusatz von 0,5% Glucose zur normalen Nitratnährlösung. — In Anaerobiose kommt es zur Anhäufung von Nitrit infolge von Nitratreduktion bei fast vollständig gehemmter weiterer Verarbeitung des Nitrits.

Im Hinblick auf die recht erheblichen Unterschiede zwischen *Ankistrodesmus* und *Chlorella* „St" erschien es wünschenswert, einige Versuche mit DNP zum Vergleich auch an dieser Alge anzustellen. Es zeigte sich dabei, daß bezüglich der DNP-Wirkung in qualitativer Hinsicht keine Unterschiede gegenüber *Ankistrodesmus* bestehen. Lediglich liegt bei *Chlorella* „St" die für eine vollständige Hemmung der Nitritreduktion notwendige DNP-Konzentration um etwa eine Zehnerpotenz höher ($2 \cdot 10^{-4}$ mol DNP bei p_H 4,0). In nitrathaltiger Nährlösung findet wegen der Inaktivität der Reaktion Nitrat → Nitrit bei Zusatz von DNP keine Anhäufung von Nitrit statt. Daß jedoch auch bei *Chlorella* „St" der erste Teilprozeß der Nitratreduktion durch DNP nicht beeinflußt wird, geht daraus hervor, daß die in Anaerobiose stattfindende Reduktion von Nitrat bis zur Nitritstufe durch DNP nicht gehemmt wird.

IV. Diskussion.

Bei der Anwendung von Stoffwechselgiften in der physiologischen Forschung hat man grundsätzlich damit zu rechnen, daß auch ein sog. spezifischer Hemmstoff kaum jemals nur an einer einzigen Stelle und auf Grund eines einzigen Reaktionsmechanismus in das komplizierte Getriebe der lebenden Zelle eingreifen wird. Als ein Beispiel, das zur Vorsicht bei der Interpretation derartiger Versuche mahnt, sei das Cyanid erwähnt, dessen Wirkung im Stoffwechsel keineswegs stets auf der bekannten Komplexbildung mit Schwermetallen zu beruhen braucht (vgl. MEYERHOF und KAPLAN 1952). Ähnlich liegen die Dinge beim Azid, das seit langem als Schwermetallgift, besonders zur Hemmung von Hämin-Fermenten, Verwendung findet (KEILIN 1936), das in neuerer Zeit jedoch auch als entkoppelndes Agens, ähnlich dem DNP, erkannt wurde (LOOMIS und LIPMANN 1949).

Aus grundsätzlichen Erwägungen ist deshalb auch bei der Diskussion der DNP-Wirkung eine gewisse Vorsicht geboten. Jedoch liegen hier zahlreiche Untersuchungen vor, die ein spezifisches Eingreifen des DNP und verwandter substituierter Phenole in den Phosphatstoffwechsel, in das System der Energieübertragung der Zelle, erwiesen haben (z. B. LOOMIS und LIPMANN 1948, BONNER und MILLERD 1953; zusammenfassende Darstellungen: MCELROY und GLASS 1951/52, SIMON 1953b). Angesichts dieser Befunde ist es am nächstliegenden, die hier beschriebene vollständige Trennung von Nitritbildung und Nitritreduktion durch DNP von der energetischen Seite her zu deuten. So lassen sich unsere

Ergebnisse zwanglos auf Grund der entkoppelnden Wirkung des DNP erklären, wodurch die Nutzung der bei normaler bis gesteigerter Atmung freiwerdenden Energie für die Reduktion des Nitrits im Verlauf der Nitratreduktion verhindert wird. Aus der Unbeeinflußbarkeit der Reaktion Nitrat→Nitrit durch DNP muß man dann schließen, daß der hierfür notwendige relativ geringe Energiebetrag auf anderem Wege, ohne Beteiligung energiereicher Phosphatbindungen, geliefert wird. — Auf Grund der starken Nitritanhäufung nach dem Abfall der Atmung bei *Ankistrodesmus* in saurer Nitratnährlösung unterhalb von p_H 4 (Kessler 1953a) und der Reduktion von Nitrat bis zur Nitritstufe bei *Chlorella* „St" in Anaerobiose (Kessler 1953b) hatten wir früher bereits auf eine enge Bindung der Nitritreduktion — im Gegensatz zur Reaktion Nitrat→Nitrit — an die aerobe Atmung geschlossen. Das Ergebnis der DNP-Versuche ist als Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme zu betrachten.

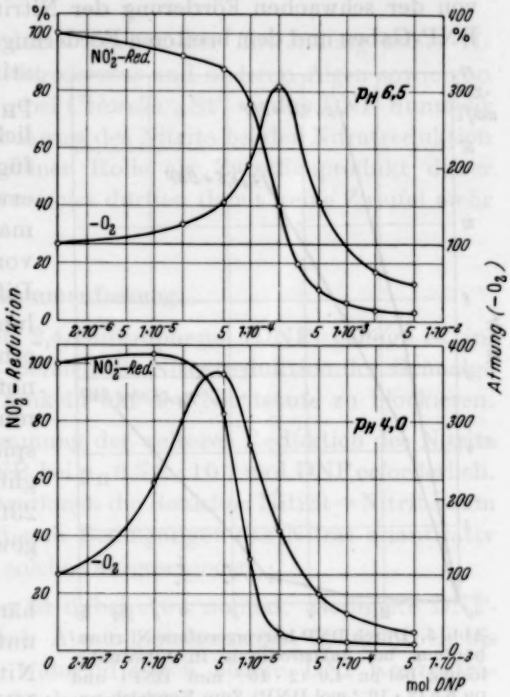

Abb. 4. Nitritreduktion und Atmung von *Ankistrodesmus* in Abhängigkeit von der DNP-Konzentration. Phosphatpuffer, p_H 4,0 und p_H 6,5. Alle Angaben in Prozent der DNP-freien Kontrollen. Versuchsdauer 2 Std (Nitritreduktion) bzw. 4 Std (Atmung).

Wenn demnach unsere Befunde sich durchaus im Sinne der bisher erarbeiteten Vorstellungen über den Mechanismus der DNP-Wirkung interpretieren lassen, so zeigt die in Abb. 4 gegebene zusammenfassende Darstellung des Einflusses von DNP auf Atmung und Nitritreduktion, daß auch in den Einzelheiten des Kurvenverlaufes unsere Ergebnisse mit den in zahlreichen anderen Fällen gemachten Beobachtungen vergleichbar sind. Es stimmt der Atmungsverlauf in Abhängigkeit von der DNP-Konzentration bei *Ankistrodesmus* weitgehend mit den z. B. von Beevers (1953) für Gewebe höherer Pflanzen oder von Simon (1953a) für Hefe ermittelten Kurven überein. Und insbesondere zeigt auch der Verlauf der Nitritreduktion im Vergleich zur Atmungskurve das für die Wirkung von DNP auf energieverbrauchende Prozesse (vgl. Tabelle 1)

typische Verhalten: Wo die Atmung durch DNP maximal gesteigert wird, wird die energieverbrauchende Reaktion — in unserem Falle die Nitritreduktion — bereits erheblich gehemmt, während dort, wo die Atmung wieder etwa das Niveau der Kontrollen erreicht, der atmungsabhängige synthetische Prozeß vollständig gehemmt ist. — Abgesehen von der schwachen Förderung der Nitritreduktion durch sehr geringe DNP-Gaben und dem breiteren Förderungsbereich der Atmung bei p_H 4,0 stimmt der Kurvenverlauf bei p_H 4,0 und p_H 6,5 im wesentlichen überein bis auf geringfügige, zum Teil durch die bereits erwähnten Schwankungen der maximalen Atmungsintensität von Versuch zu Versuch bedingte Differenzen. Nur sind zur Erzielung gleicher Wirkung bei p_H 6,5 erheblich höhere DNP-Gaben notwendig. Zur 50%igen Hemmung der Nitritreduktion beispielsweise muß bei p_H 6,5 verglichen mit p_H 4,0 ungefähr die 23fache DNP-Konzentration angewendet werden.

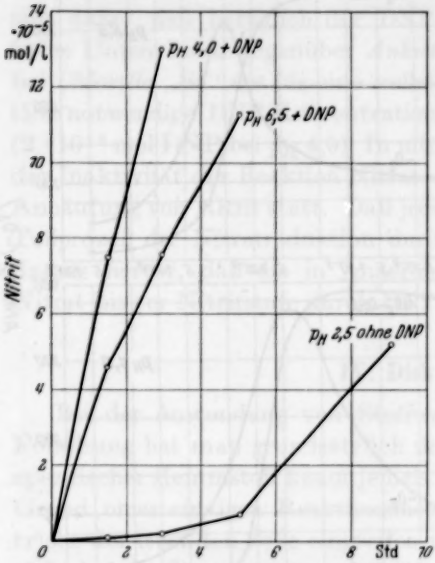

Abb. 5. Durch DNP hervorgerufene Nitritanhäufung bei *Ankistrodesmus* in Nitratnährlösung bei p_H 4,0 ($2 \cdot 10^{-4}$ mol DNP) und p_H 6,5 ($2 \cdot 10^{-3}$ mol DNP). Zum Vergleich p_H-abhängige Nitritanhäufung bei p_H 2,5 (ohne Zusatz von DNP). 0,9 mg Trockensubstanz/ml.

Vergleicht man die p_H-abhängige, bei *Ankistrodesmus* unterhalb von p_H 4 einsetzende Nitritanhäufung mit der durch DNP in allen p_H-Bereichen hervorgerufenen (Abb. 5), so zeigt sich klar der grundlegende Unterschied zwischen diesen beiden Methoden. Die p_H-abhängige Nitritanhäufung setzt zunächst nur langsam ein und nimmt erst nach einigen Stunden stark zu, weil anfangs noch — wie wir früher zeigen konnten — im Zusammenhang mit gesteigerter Atmung eine starke Nitritreduktion stattfindet; erst nach dem Absinken der Atmung kommt es bei fortschreitender Nitratreduktion zu einer erheblichen Nitritausscheidung. Durch DNP dagegen wird von Anfang an die Nutzung der Atmungsenergie für die Nitritreduktion verhindert und diese dadurch vollständig gehemmt. Die Folge ist eine sofort einsetzende und äußerst starke Nitritanhäufung, die nach einigen Stunden langsam geringer wird, entsprechend der allmählichen Abnahme der Nitratreduktion im Dunkeln. Die wesentlich geringere Nitritausscheidung bei p_H 6,5 gegenüber p_H 4,0 ist ein erneuter Beweis für die schon aus unseren früheren Ver-

suchen abgeleitete Verstärkung der Reaktion Nitrat→Nitrit mit zunehmender Acidität der Nährlösung bei *Ankistrodesmus*. — Hingewiesen sei noch darauf, daß die Tatsache der Reduktion von Nitrat zu Nitrit in Anwesenheit von DNP beweist, daß nicht nur die Nitratreduktion, sondern auch die Nitrat*aufnahme* bei *Ankistrodesmus* durch DNP *nicht gehemmt* wird.

Abschließend sei betont, daß — neben der Anwendung hoher H-Ionenkonzentrationen bei *Ankistrodesmus* und anderen Algen sowie von Anaerobiose oder von Urethan bei *Chlorella* „St" — das DNP nunmehr die vierte Möglichkeit zum Nachweis des Nitrits bei der Nitratreduktion von Grünalgen bietet. An seiner Rolle als Zwischenprodukt dieser Reaktionskette bei den *Chlorococcales* dürften damit keine Zweifel mehr bestehen.

Zusammenfassung.

1. Durch Anwendung von 2,4-Dinitrophenol (DNP) gelingt es, im gesamten physiologischen p_H-Bereich die Nitratreduktion der Grünalge *Ankistrodesmus braunii* im Dunkeln auf der Nitritstufe zu blockieren.

2. Zur vollkommenen Hemmung der weiteren Reduktion des Nitrits sind bei p_H 4,0 $2 \cdot 10^{-5}$ mol DNP, bei p_H 6,5 $2 \cdot 10^{-3}$ mol DNP erforderlich. Da durch diese DNP-Konzentrationen die Reaktion Nitrat→Nitrit kaum beeinflußt wird, wird unter diesen Bedingungen das Nitrat quantitativ zum Nitrit reduziert und als solches ausgeschieden.

3. Die Größe der Atmung ist dabei etwa normal. Geringere DNP-Zusätze führen zu sehr starken Atmungssteigerungen (gelegentlich bis über 500% der Kontrollen), während durch höhere DNP-Konzentrationen die Atmung zunehmend gehemmt wird.

4. Die sonst durch Nitrit im sauren p_H-Bereich hervorgerufene Atmungssteigerung wird durch DNP unterbunden.

5. Auch bei *Chlorella* cf. *ellipsoidea*, einer Alge, die sich bezüglich ihrer Nitratreduktion sonst erheblich von *Ankistrodesmus braunii* unterscheidet, bewirkt DNP ($2 \cdot 10^{-4}$ mol bei p_H 4,0) eine vollständige Hemmung der Nitritreduktion. — Die bei dieser Alge in Anaerobiose stattfindende Reduktion von Nitrat bis zur Nitritstufe wird demgegenüber durch DNP nicht gehemmt.

6. Diese Befunde sind ein weiterer Beweis dafür, daß innerhalb der Nitratreduktion insbesondere die weitere Reduktion des Nitrits im Dunkeln energetisch an die aerobe Atmung gekoppelt ist, höchstwahrscheinlich unter Vermittlung von energiereichen Phosphatbindungen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung dieser Untersuchungen.

Literatur.

ALLEN, P. J., and W. H. PRICE: The relation between respiration and protoplasmic flow in the slime mold, *Physarum polycephalum*. Amer. J. Bot. **37**, 393—402 (1950). — BEEVERS, H.: 2,4-dinitrophenol and plant respiration. Amer. J. Bot. **40**, 91—96 (1953). — BOGEN, H. J.: Beiträge zur Physiologie der nichtosmotischen Wasseraufnahme. Planta (Berl.) **42**, 140—155 (1953). — BONNER, J.: Limiting factors and growth inhibitors in the growth of the *Avena* coleoptile. Amer. J. Bot. **36**, 323—332 (1949). — BONNER, J., and A. MILLERD: Oxidative phosphorylation by plant mitochondria. Arch. of Biochem. a. Biophysics **42**, 135—148 (1953). — BUTLER, G. W.: Ion uptake by young wheat plants. II. The „apparent free space" of wheat roots. Physiol. Plantarum **6**, 617—635 (1953). — CLIFTON, C. E.: Microbial assimilations. Adv. Enzymol. **6**, 269—308 (1946). — EBERHARDT, F.: Über die Beziehungen zwischen Atmung und Anthocyansynthese. Planta (Berl.) **43**, 253—287 (1954). — FRANTZ, I. D., P. C. ZAMECNIK, J. W. REESE and M. L. STEPHENSON: The effect of dinitrophenol on the incorporation of alanine labeled with radioactive carbon into the proteins of slices of normal and malignant rat liver. J. of Biol. Chem. **174**, 773—774 (1948). — GAFFRON, H.: The effect of specific poisons upon the photoreduction with hydrogen in green algae. J. Gen. Physiol. **26**, 195—217 (1942). — HACKETT, D. P., and K. V. THIMANN: The nature of the auxin-induced water uptake by potato tissue. II. The relation between respiration and water absorption. Amer. J. Bot. **40**, 183—188 (1953). — HAVINGA, E., V. LYNCH, L. NORRIS and M. CALVIN: The effect of certain biologically active substances upon photosynthesis and dark CO_2 fixation. Rec. Trav. chim. Pays-Bas **72**, 597—611 (1953). — HOLZER, H.: Photosynthese und Atmungskettenphosphorylierung. Z. Naturforsch. **6b**, 424—430 (1951). — HOTCHKISS, R. D.: The assimilation of amino acids by respiring washed staphylococci. Federat. Proc. **6**, 263 (1947). — KANDLER, O.: Über den Einfluß von 2,4-Dinitrophenol auf Atmung und Wachstum in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **5b**, 338—344 (1950). — KEILIN, D.: The action of sodium azide on cellular respiration and on some catalytic oxidation reactions. Proc. Roy. Soc. Lond. B **121**, 165—173 (1936). — KESSLER, E.: Über den Mechanismus der Nitratreduktion von Grünalgen. I. Nitritbildung und Nitritreduktion durch *Ankistrodesmus braunii* (NÄGELI) BRUNNTHALER. Flora (Jena) **140**, 1—38 (1953a). — Über den Mechanismus der Nitratreduktion von Grünalgen. II. Vergleichend-physiologische Untersuchungen. Arch. Mikrobiol. **19**, 438—457 (1953b). — KRAHL, M. E.: Metabolic activities and cleavage of eggs of the sea urchin, *Arbacia punctulata*. A review, 1932—1949. Biol. Bull. **98**, 175—217 (1950). — LOOMIS, W. F., and F. LIPMANN: Reversible inhibition of the coupling between phosphorylation and oxidation. J. of Biol. Chem. **173**, 807—808 (1948). — Inhibition of phosphorylation by azide in kidney homogenate. J. of Biol. Chem. **179**, 503—504 (1949). — MCELROY, W. D., and B. GLASS: Phosphorus metabolism, Bd. 1 u. 2. Baltimore 1951 u. 1952. — MEYERHOF, O., and A. KAPLAN: The mechanism of the cyanide inhibition of fermentation. Arch. of Biochem. a. Biophysics **37**, 375—392 (1952). — MONOD, J.: Inhibition de l'adaptation enzymatique chez *B. coli* en présence de 2,4-dinitrophénol. Ann. Inst. Pasteur **70**, 381—384 (1944). — NEWCOMB, E. H.: Tobacco callus respiration and its response to 2,4-dinitrophenol. Amer. J. Bot. **37**, 264—271 (1950). — NEWCOMB, E. H., and P. K. STUMPF: Fatty acid synthesis and oxidation in peanut cotyledons. In: MCELROY u. GLASS, Phosphorus metabolism, Bd. 2. Baltimore 1952. — REINER, J. M.: Effect of enzyme inhibitors on transformation of enzymes in the living cell. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **63**, 81—84 (1946). — ROBERTSON, R. N., M. J. WILKINS and D. C. WEEKS: Studies in the metabolism of plant cells. IX. The effects of 2,4-dinitrophenol on salt accumulation and salt respiration. Austr. J. Sci. Res. B **4**, 248—264 (1951). —

Simon, E. W.: The action of nitrophenols on respiration and on glucose assimilation in yeast. J. of Exper. Bot. **4**, 377—392 (1953a). — Mechanisms of dinitrophenol toxicity. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **28**, 453—479 (1953b). — Simon, E. W., and H. Beevers: The effect of p_H on the biological activities of weak acids and bases. I. The most usual relationship between p_H and activity. New Phytologist **51**, 163—190 (1952). — Simpson, J. R., and W. C. Evans: The metabolism of nitrophenols by certain bacteria. Biochemic. J. **55**, XXIV (1953). — Stenlid, G.: The effect of 2,4-dinitrophenol upon oxygen consumption and glucose uptake in young wheat roots. Physiol. Plantarum **2**, 350—371 (1949). — Sweeney, B. M., and K. V. Thimann: The effect of auxins on protoplasmic streaming. II. J. Gen. Physiol. **21**, 439—461 (1938). — Syrett, P. J.: Ammonia and nitrate assimilation by green algae *(Chlorophyceae)*. In: Autotrophic Microorganisms. Cambridge 1954. Yemm, E. W., and B. F. Folkes: The regulation of respiration during the assimilation of nitrogen in *Torulopsis utilis*. Biochemic. J. **57**, 495—508 (1954).

Dr. Erich Kessler, z. Z.: Institute of Radiobiology and Biophysics, University of Chicago, Chicago 37, Illinois, USA.

Planta, Bd. 45, S. 106–117 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität
und dem Botanischen Garten der Stadt Köln.

ÜBER DIE AUSSCHEIDUNG VON AMINOSÄUREN IN REINEN UND GEMISCHTEN BESTÄNDEN VERSCHIEDENER PFLANZENARTEN.

Von

H. F. Linskens und R. Knapp.

(Eingegangen am 13. September 1954.)

A. Einführung.

Die qualitative und quantitative Analyse des Gehaltes an Aminosäuren ist durch papierchromatographische Methoden sehr erleichtert worden. Mit diesen konnten Aminosäuren auch in Böden nachgewiesen werden (Bremner 1950, Davidson, Snowden u. Atkinson 1951, Parker, Snowden u. Atkinson 1952). Auf anderem Wege hatten beispielsweise Schreiner und Shorey schon 1910 die Anwesenheit von Arginin und Histidin in Böden festgestellt. Die Aminosäuren können durch Zersetzung von organischer Substanz, insbesondere der Laubstreu und von Humusverbindungen, entstanden sein. In sich zersetzender Laubstreu wurden zahlreiche Aminosäuren nachgewiesen (Knapp u. Linskens 1954). Sie können aber auch durch Ausscheidung aus den Wurzeln lebender Pflanzen in den Boden gelangt sein. Kandler (1951) wies in Gewebekulturen Aminosäureabscheidungen durch Maiswurzeln nach, nachdem bereits Virtanen und Mitarbeiter (z. B. Virtanen u. Laine 1939) in Excretionen von Leguminosen Asparaginsäure und β-Alanin feststellen konnten.

Es schien nun einerseits wünschenswert, die Aminosäureabscheidung durch lebende Pflanzen unter Verhältnissen, die den natürlichen Bedingungen näher stehen als Gewebekulturen, zu prüfen. Andererseits schien es wesentlich zu sein, nachzuweisen, ob verschiedene Pflanzenarten und Artenkombinationen unterschiedliche Mengen und Verbindungen von Aminosäuren abscheiden. Die Aminosäuren sind sicherlich von großer Bedeutung für die spezifische Mikroflora der Rhizosphäre (Katznelson 1946, Lochhead u. Thexton 1947, Lochhead 1948, Katznelson, Lochhead u. Timonin 1948). Daher könnte eine Differenzierung der Aminosäureabscheidung zur Erklärung der Artspezifität der Mikroflora der Rhizosphären beitragen. Andererseits können Aminosäuren als Hemmstoffe bei der Keimung und dem ersten Jugendwachstum wirken (Audus u. Quastel 1947, Niemann 1952, Grimm 1953). Sie können auf diese Weise einen direkten Einfluß auf die Entwicklungsmöglichkeit höherer Pflanzen ausüben.

B. Methoden.

Zum Zwecke der Untersuchungen wurden Kulturen auf Quarzsand angesetzt, der mit konzentrierter Salzsäure 4 Std ausgewaschen, dann 24 Std unter fließendem Wasser gewässert und schließlich dreimal mit Aqua destillata gespült und bei 200° C 6 Std getrocknet und sterilisiert wurde. Die verwendeten Samen wurden 3 Std in 3,5% Chlorkalklösung im Vakuum sterilisiert, anschließend 3 Std in sterilem Wasser gespült und dann dreimal mit steriler Aqua destillata nachgewaschen. Für jedes Kulturgefäß wurde 70 g Quarzsand (trocken) eingewogen und anschließend 6 cm³ sterilisierter Nährlösung eingefüllt. Die Nährlösung war nach den Angaben von MITSCHERLICH, HOFFMANN u. PAULIG (1916) aufgebaut (je 1 Liter Wasser 0,556 $Ca(NO_3)_2$ g wasserfrei, 0,30 g KNO_3, 0,08 g NH_4NO_3, 0,17 g K_2HPO_4, 0,2 g $MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$, 0,1 g NaCl. Anfangs-p_H 5,97—6,40). Außerdem wurden einige Tropfen AZ-Lösung nach HOAGLAND zugesetzt.

Unter den oben genannten Bedingungen wurden 2 Serien angesetzt. In einer Serie erfolgte die Kultivierung der Pflanzen in mit Petrischalen bedeckten Gläsern von 198 cm³ Rauminhalt. Hierbei war in engen Grenzen eine Infektion durch Mikroorganismen möglich. Diese Kulturen werden in den folgenden Kapiteln als „halb steril" bezeichnet. Eine zweite Serie wurde unter voll sterilen Bedingungen aufgezogen. Hierzu erfolgte die Aussaat in Erlenmeyer-Kolben (100 cm³ Enghals), die vorher 2 Std im Dampftopf sterilisiert und nach dem Auslegen der Samen mit sterilen Kautelen (Wattestopfen mit übergestülptem Becherglas) bedeckt wurden. Die Aussaat erfolgte unter sterilen Bedingungen im Impfraum.

Bei allen Serien wurden die Samen am 22. 2. 54 ausgelegt. Abschlußtermin des Versuches war der 16. 3. 54. Die Anzucht erfolgte bei $25 \pm 1°$ C. Während 14 Std täglich wurden die Kulturen mit 2000 Lux (im Bereich der Versuchsgefäße) beleuchtet. Nachts wurde das Licht ausgeschaltet. Bei Abbruch der Versuche waren bei *Lolium perenne* und *Trifolium pratense* außer den Cotyledonen etwa 2 Blätter, bei *Artemisia absinthium* 1—2 Blätter entwickelt. Die beschriebenen Kulturmethoden hatten unter voll sterilen Bedingungen eine so hohe Luftfeuchtigkeit zur Folge, daß eine Ergänzung der Wassermengen überflüssig war. Bei den halb sterilen Kulturen wurden die Wassermengen täglich mit Hilfe einer Pipette ergänzt, wobei eine Befeuchtung der Blätter vermieden wurde.

Nach Abschluß des Versuches wurde die Zahl der Pflanzen, die in jedem Gefäß von den einzelnen Arten aufgewachsen waren, festgestellt und getrennt das Trockengewicht von deren oberirdischen Organen (Sprosse und Blätter) und den Wurzeln bestimmt. Die Trocknung erfolgte bei 105°.

Nach Entnahme der Pflanzen wurde in alle Kulturgefäße je 50 cm³ Alkohol (50%) gegossen. Nach 48 Std wurde der Extrakt abfiltriert,

eingeengt und papierchromatographisch bearbeitet (über die hierbei angewandten Methoden bei Cramer 1953, Linskens 1954, Matthias 1954). Prüfungen mit reinen Substanzen ergaben, daß durch die mitgeteilte Extraktionsmethode etwa 80—85% der im Quarzsand vorhandenen Mengen von Aminosäuren erfaßt werden. Die in den Tabellen 3—6 mitgeteilten Werte in γ bezeichnen die Mengen an den betreffenden Aminosäuren, die im Extrakt aus dem Quarzsand je eines Kulturgefäßes gefunden wurden.

Die Versuchsserien setzten sich aus folgenden Pflanzenarten zusammen:

Reinsaaten von *Trifolium repens*, *Lolium perenne*, *Artemisia absinthium*.

Mischkulturen von *Trifolium repens* und *Lolium perenne*, *Trifolium repens* und *Artemisia absinthium*, *Lolium perenne* und *Artemisia absinthium*.

Als Kontrollen wurden außerdem Gefäße mit Quarzsand und Nährlösung ohne Einsaat und Erlenmeyer-Kolben, die außerdem mit durch hohe Temperaturen (4 Std 160°) abgetöteten Samen beschickt wurden, angesetzt. Je Gefäß wurden von *Trifolium* und *Lolium* 100 Samen, bei *Artemisia* wegen des geringen 1000 Korn-Gewichtes 200 Stück, in den Mischkulturen von jeder Art die halbe Zahl ausgelegt. Alle Ansätze erfolgten in 3facher Wiederholung.

C. Unterschiede der Keimung und des Wachstums bei halb und bei voll steriler Kultur.

Die Unterschiede der Keimung und des Wachstums bei halb und bei voll steriler Kultur sind aus den Tabellen 1 und 2 zu ersehen. Ta-

Tabelle 1. *Pflanzenzahlen und Trockengewichte je Kulturgefäß. Mittelwerte aus den 3 Wiederholungen und mittlere Fehler (m).*

	Halb sterile Kulturen			Voll sterile Kulturen		
	Zahl der Pflanzen	Trockengewichte mg		Zahl der Pflanzen	Trockengewichte mg	
		Sprosse und Blätter	Wurzeln		Sprosse und Blätter	Wurzeln
A. Reinsaaten:						
1. *Trifolium repens* . . .	46 ± 2,1	58 ± 3,3	29 ± 3,5	28 ± 6,1	28 ± 6,4	22 ± 6,2
2. *Lolium perenne*	76 ± 2,0	113 ± 4,1	121 ± 10,6	61 ± 3,0	79 ± 8,2	113 ± 12,4
3. *Artemisia absinthium* . .	129 ± 9,7	48 ± 2,3	14 ± 2,9	65 ± 15,3	38 ± 4,2	35 ± 4,7
B. Mischkulturen:						
1. *Trifolium repens* und .	23 ± 1,2	22 ± 1,8	10 ± 1,9	13 ± 0,7	12 ± 0,6	14 ± 1,8
Lolium perenne	35 ± 4,6	64 ± 5,5	81 ± 4,9	34 ± 3,5	47 ± 4,1	83 ± 22,2
2. *Trifolium repens* und. .	22 ± 1,2	27 ± 3,5	26 ± 5,6	9 ± 0,6	9 ± 0,7	5 ± 0,6
Artemisia absinthium. .	55 ± 3,0	33 ± 4,1	18 ± 4,2	41 ± 1,0	28 ± 3,3	32 ± 9,0
3. *Lolium perenne* und . .	40 ± 5,0	56 ± 17,6	90 ± 11,4	31 ± 2,5	45 ± 5,5	82 ± 8,3
Artemisia absinthium . .	70 ± 8,7	32 ± 3,9	23 ± 4,3	19 ± 0,4	18 ± 3,5	12 ± 1,9

Tabelle 2. *Pflanzenzahlen und Trockengewichte je Kulturgefäß, bezogen auf die Reinsaaten in halb steriler Kultur.*

	Halb sterile Kulturen			Voll sterile Kulturen		
	Zahl der Pflanzen	Trockengewichte in mg		Zahl der Pflanzen	Trockengewichte in mg	
		Sprosse und Blätter	Wurzeln		Sprosse und Blätter	Wurzeln
A. Reinsaaten:						
1. *Trifolium repens*	100	100	100	61	48	76
2. *Lolium perenne*	100	100	100	80	70	93
3. *Artemisia absinthium* . .	100	100	100	50	79	250
B. Mischkulturen:						
1. *Trifolium repens*	100	76	69	57	41	97
und *Lolium perenne* . . .	92	113	134	90	83	137
2. *Trifolium repens*	96	93	179	39	31	34
und *Artemisia absinthium*	85	137	257	64	117	457
3. *Lolium perenne*	105	99	148	82	80	135
und *Artemisia absinthium*	108	133	329	29	75	172

belle 1 enthält die absoluten Werte, Tabelle 2 die relativen Ergebnisse. Hierbei wurden die in Tabelle 1 genannten Zahlen zu den Ergebnissen bei den Reinsaaten unter halb sterilen Bedingungen in Beziehung gesetzt. Meistens ergeben sich bei der voll sterilen Kultur niedrigere Werte als unter halb sterilen Bedingungen. Stark herabgesetzt sind nahezu alle Werte bei *Trifolium repens* und die Pflanzenzahlen bei *Artemisia absinthium*. Geringer sind die Abweichungen bei *Lolium multiflorum*. Am wenigsten wurde durch die sterilen Kulturen das Wurzelwachstum beeinträchtigt. Bei *Artemisia absinthium* steigen die Wurzelgewichte sogar gegenüber den halb sterilen Bedingungen an. Hierdurch wird das Verhältnis des Gewichtes des Sprosses und der Blätter zu dem der Wurzeln bei allen Arten zugunsten der letzteren verschoben. Um einer Erklärung dieser Tatsache nahezukommen, scheint es wesentlich, zu fragen, welche Unterschiede bei voll steriler Kultur gegenüber den anderen Serien auftreten. Es wären vor allem zu nennen:

1. Freiheit des Substrates an Mikroorganismen,
2. stärkere Behinderung des Gasaustausches,
3. etwas geringerer Lichtgenuß (teilweise Absorption des Lichtes durch die Kautelen).

Ein geringerer relativer Lichtgenuß würde in erster Linie wohl eine schwächere Gesamtstoffproduktion, jedoch weniger eine Begünstigung des Wurzelwachstums oder eine Verminderung der Pflanzenzahl bedingen. Für eine Verminderung der Pflanzenzahl scheint vielmehr der mangelnde Gasaustausch von Bedeutung zu sein. Hierdurch könnten sich eventuell keimungshemmende gasförmige Ausscheidungen stärker auswirken. Auch eine stärkere Anreicherung von toxisch wirkenden Ausscheidungen im Boden erscheint möglich, da diese dort durch Mikro-

organismen nicht abgebaut werden können. Ein Abbau toxisch wirkender Substanzen durch Mikroorganismen ist jedoch vielfach wahrscheinlich gemacht worden (z. B. Bonner 1950a).

Die relative Verstärkung des Wurzelwachstums unter voll sterilen Bedingungen ist möglicherweise mit einer Erschwerung der Nährstoffaufnahme in Zusammenhang zu bringen, die ebenfalls teilweise durch das Fehlen der Mikroorganismen bedingt sein könnte. Auch an eine Herabsetzung der O_2-Konzentration im Boden durch Fehlen von Sauerstoff abspaltenden Mikroorganismen wäre vielleicht in Parallelität zu anderen Versuchen (Grimm 1953) zu denken. Die Erschwerung der Nährstoffaufnahme könnte stimulierend auf das Wurzelwachstum wirken.

D. Einfluß der Mischkulturen auf das Wachstum und die Pflanzenzahlen der einzelnen Arten.

Auch den Einfluß der Mischkulturen auf das Wachstum und die Pflanzenzahlen der einzelnen Arten zeigen die Tabellen 1 und 2. In Mischkulturen wird das Wachstum von *Trifolium repens* bei halb sterilen Bedingungen durch *Lolium perenne* leicht beeinträchtigt, während die Zahlen der Pflanzen gegenüber den Reinkulturen nicht beeinflußt werden. *Lolium perenne* kann sich in dieser Kombination dagegen etwas kräftiger entwickeln als in Reinsaat. Insbesondere ist die Förderung des Wurzelwachstums auffällig. Bei der Kombination von *Trifolium repens* und *Artemisia absinthium* ist unter halb sterilen Bedingungen bei beiden Arten die Wurzelentwicklung auffällig gefördert. Bei *Artemisia* entwickeln sich auch die Sprosse kräftiger als in den Reinsaaten. Unter voll sterilen Bedingungen verhält sich *Artemisia* ähnlich. Jedoch ist hier *Trifolium repens* ganz außerordentlich gehemmt. Pflanzenzahlen, Sproß- und Wurzelgewichte erreichen hier nur etwa ein Drittel der Höhe wie bei den Reinsaaten unter halb sterilen Bedingungen. Bei den Kombinationen von *Lolium perenne* und *Artemisia absinthium* zeigen sich unter halb sterilen Bedingungen ähnliche Verhältnisse wie bei den vorhergehenden Mischkulturen. Das Wurzelwachstum ist bei beiden Arten gegenüber den Reinsaaten gefördert. Bei *Artemisia* sind auch die Sprosse besser entwickelt. Unter voll sterilen Bedingungen zeigt *Lolium* ähnliches Verhalten. Bei *Artemisia absinthium* ist in auffälliger Weise die Pflanzenzahl sehr niedrig. Die relativ geringen Sproß- und Wurzelgewichte erklären sich daher aus dieser niedrigen Pflanzenzahl.

Als besonders auffällige Erscheinungen bei den Mischkulturen sind zunächst die Förderung des Wurzelwachstums bei *Lolium* und *Artemisia* gegenüber den Reinsaaten und das starke Absinken der Stoffproduktion und der Pflanzenzahlen des Weißklees unter voll sterilen Bedingungen bei Kombination mit Wermut zu bezeichnen. Die letztere Erscheinung ist wahrscheinlich auf toxische Stoffausscheidungen von *Artemisia* zu-

rückzuführen, die unter den Bedingungen bei voll steriler Kultur vielleicht besonders zur Wirkung kommen können. Der nachteilige Einfluß von *Artemisia absinthium* auf andere Arten ist bereits an anderen Stellen behandelt worden (Bode 1940, Funke 1943, Knapp u. Thyssen 1952). Früher (Knapp 1953) wurde schon nachgewiesen, daß *Trifolium repens* in dieser Beziehung viel anfälliger ist als *Lolium*.

E. Aminosäureabscheidung der Reinsaaten.

Abscheidungen von Aminosäuren konnten in allen Kulturen in wechselnder Menge nachgewiesen werden. Wenn man beurteilen will, in welchem Umfange diese durch die wachsenden Pflanzenwurzeln verursacht sein können, muß man in jedem Falle von dem gefundenen Betrage diejenigen Mengen in Abzug bringen, die eventuell bereits im Substrat vorhanden sind und die aus einer Zahl nicht gekeimter, d. h. abgetöteter Samen, die der Aussaatmenge entspricht, ausgewaschen werden. In den Gefäßen, die als Kontrollen mit Quarzsand gefüllt wurden, dem die oben genannten Mengen von Nährlösung zugefügt wurden, fanden sich keine Aminosäuren. Dagegen sind die aus abgetöteten Samen ausgewaschenen Mengen nicht unbeträchtlich, übersteigen aber im Einzelfalle niemals den Betrag von 5 γ (Tabelle 3).

Tabelle 3. *Aminosäureabgabe von abgetöteten Samen unter voll sterilen Bedingungen.* Ergebnisse bei den Wiederholungen einheitlich. — nicht nachweisbar; + bis 5 γ.

	Zahl der Wiederholungen	Zahl der Samen je Gefäß	Alanin	Valin	Leucin	Serin	Asparaginsäure	Glutaminsäure
Trifolium repens . .	2	100	+	—	—	+	+	+
Lolium perenne. . .	2	100	+	+	—	+	+	+
Artemisia absinthium	1	200	+	—	—	—	+	+

Die Blätter und Sprosse wurden nicht durch Begießen befeuchtet und abgewaschen. Es besteht also keine Möglichkeit, daß auf diesem Wege Aminosäuren in den Quarzsand gelangt sind. Es kann daher angenommen werden, daß eine Beeinflussung der Ergebnisse durch Aminosäureabscheidungen von Blättern und Sprossen nicht in Betracht kommt.

Welche Mengen von Aminosäuren unter Abzug der von den Samen abgegebenen Quantitäten von den Wurzeln des aufwachsenden Bestandes unter sterilen und halbsterilen Bedingungen produziert werden, zeigt Tabelle 4. Bei allen 3 Arten wurden bei vollsteriler Kultur weniger Leucin und Valin, bei *Trifolium repens* und *Lolium perenne* dagegen mehr Glutaminsäure und Alanin gefunden. Es tritt also eine deutliche Verschiebung der Mengenverhältnisse der einzelnen Aminosäuren zueinander ein.

Tabelle 4. *Aminosäureabgaben von Reinsaaten. Mittlere Abweichungen gegenüber den Kontrollen* (Tabelle 3).

— nicht nachweisbar; 0 vorhanden, jedoch Menge beim aufgewachsenen Bestand nicht wesentlich größer als bei den Samen; + bis 5 γ; ++ bis 10 γ; +++ bis 15 γ. Die Differenz zwischen den einzelnen Wiederholungen der Serien (3 Wiederholungen) betrug im allgemeinen höchstens eine Schätzungsstufe ($\pm$ 5 γ). Waren sie größer, sind die betreffenden Zeichen eingeklammert worden.

	Alanin	Valin	Leucin	Serin	Asparaginsäure	Glutaminsäure	Summe γ	Summe γ : Wurzelgewicht (Tabelle 1)
Halb steril:								
Trifolium repens . .	0	++	+++	0	++	0	27,5	0,95
Lolium perenne . . .	0	+	++	0	(0)	0	10	0,08
Artemisia absinthium	0	+	+	+	+	0	10	0,71
Voll steril:								
Trifolium repens . .	+	+	+	0	+	+	12,5	0,57
Lolium perenne . . .	+	0	+	—	++	+	15	0,13
Artemisia absinthium	0	—	—	+	0	0	2,5	0,07

Obwohl die gestufte Schätzung der quantitativen Anteile das erschwert, sei doch versucht, etwas über die Gesamtmengen der von den einzelnen Arten abgegebenen Aminosäuren auszusagen und diese Zahlen in Beziehung zu der Wurzelmasse zu setzen. Hierzu wurde für jeden Schätzungsgrad ein bestimmter Mittelwert eingesetzt (+ = 2,5 γ, ++ = 7,5 γ, +++ = 12,5 γ) und die auf diese Weise für alle einzelnen Verbindungen gefundenen Zahlen addiert. Die Summe wurde dann durch das Trockengewicht der Wurzeln (Tabelle 1) dividiert. Obwohl diese Berechnung natürlich zunächst nur einen sehr groben Anhaltspunkt geben kann, geht aus ihr doch eine besonders reichliche Anwesenheit von Aminosäuren bei der Kultur von *Trifolium repens* hervor. Es sei hierbei an den Nachweis der Aminosäureabgabe durch Wurzelknöllchen von Leguminosen durch Virtanen u. Laine (1939) erinnert. Besonders auffällig muß es erscheinen, daß *Artemisia absinthium*, die bei halbsteriler Kultur recht reichliche Mengen von Aminosäure abgibt, unter voll sterilen Bedingungen nur sehr kleine Quantitäten aufweist.

Als bemerkenswert muß schließlich auch die Arteigentümlichkeit der Aminosäureanteile im Quarzsand erscheinen. Die oben gekennzeichneten Unterschiede zwischen voll und halb sterilen Bedingungen sind größer als diejenigen, die zwischen den Kulturen der einzelnen Pflanzenarten bestehen.

Wenn man versucht, die Unterschiede in der Aminosäureabscheidung bei voll und halb steriler Kultur zu deuten, so sei zunächst von den quantitativen Verhältnissen ausgegangen. Man könnte die Herabminderung der Aminosäuremengen, die je Gewichtseinheit Wurzelmasse

abgegeben werden, mit dem schwächeren Gasaustausch bei voll steriler Kultur und dem somit höchstwahrscheinlich geringeren Sauerstoffgehalt in Verbindung bringen. KANDLER (1951) konnte eindeutig eine starke Senkung, mitunter sogar ein völliges Ausbleiben der Aminosäureabscheidung bei vermindertem Sauerstoffgehalt der Gasphase bei gleichem Wurzelgewicht nachweisen.

Sehr interessant ist nun das unterschiedliche Verhalten der einzelnen Arten gegenüber diesem eventuellen Einfluß, das in Übereinstimmung mit ihren Bodenansprüchen unter natürlichen Bedingungen steht (hierüber z. B. KNAPP 1945, 1948, LIETH 1953). *Lolium perenne* gedeiht noch auf stark verdichteten Böden mit herabgesetzter Luftkapazität optimal. Seine Wurzeln vermögen offensichtlich noch bei geringer Sauerstoffkonzentration gut zu gedeihen. Bei *Lolium* steigt die Aminosäureabscheidung, die man nach den Ergebnissen von KANDLER als ein Anzeichen optimaler Wachstumsbedingungen ansehen könnte, je Milligramm Wurzelmasse in voll steriler Kultur gegenüber den anderen Bedingungen etwas an. *Trifolium repens* meidet dagegen bereits die am stärksten verdichteten Böden, vermag jedoch auch noch relativ stark herabgesetzte Luftkapazität gut zu ertragen. Bei Weißklee findet man bereits eine starke Abnahme der Aminosäuremengen bei voll steriler Kultur. Bei *Artemisia absinthium*, die in Natur auf lockeren, ziemlich trockenen, stets gut durchlüfteten Böden gedeiht, sinkt dagegen die Aminosäureabscheidung bei voll steriler Kultur auf weniger als $^1/_{10}$ der Menge, die bei halb sterilen Bedingungen beobachtet wurde, ab. Die Aufzeigung dieses Zusammenhanges sei hier mit allem Vorbehalt ausgesprochen. Seine Richtigkeit muß noch durch weitere Versuche bestätigt werden. Daß bei den Mischkulturen keine entsprechenden Werte auftreten, könnte daraus zu erklären sein, daß dort noch andere Korrelationen wirkungsvoll sind, von denen der gesteigerte Aminosäureverbrauch von *Lolium perenne* weiter unten gekennzeichnet werden wird.

F. Aminosäureabscheidung der Mischkulturen.

Bei den Mischkulturen wichen bei den einzelnen Wiederholungen die Mengen der Aminosäuren teilweise stärker voneinander ab. Daher sind diese einzeln in Tabelle 5 aufgeführt. Um einen Vergleich zu ermöglichen, wurden von den aus den 3 Wiederholungen sich ergebenden Mittelwerten die aus den toten Samen abgeschiedenen Mengen (Tabelle 3) abgezogen (Tabelle 6). Durch einen Vergleich mit Tabelle 4 lassen sich die abweichenden Verhältnisse gegenüber den Reinsaaten ermitteln.

Aus den Tabellen lassen sich eindeutig die Unterschiede zwischen dem Verhalten in halb und voll steriler Kultur ersehen. Es ergibt sich auch hier, daß diese viel größer sind als die Differenzen zwischen den einzelnen Kombinationen. Besonders bemerkenswert ist, daß in den

Tabelle 5. *Aminosäureabscheidungen von Mischkulturen.*
Gesamtmengen, ohne Abzug der von den Samen abgegebenen Quantitäten. Zeichen wie in Tabelle 4.

	Alanin	Aminobuttersäure	Valin	Leucin	Serin	Asparaginsäure	Glutaminsäure	Tryptophan
Halb steril:								
Trifolium + *Lolium* . . .	++	—	++	++	++	++	+++	—
	+	—	+	+	+	+	+	—
	++	—	++	++	++	++	+++	—
Trifolium + *Artemisia* . .	+	—	—	+	+	++	+	—
	++	—	+	+	+	+++	++	—
	+	—	+	+	+	++	+	—
Lolium + *Artemisia* . . .	+	—	+	+	+	++	+	—
	++	—	+	+	+	++	+	—
	++	—	+	+	+	++	++	—
Voll steril:								
Trifolium + *Lolium* . . .	+	+	+	+	+	++	+	+
	+++	+	+	+	++	+++	++	+
	++	+	+	+	++	++	++	+
Trifolium + *Artemisia* . .	++	+	++	++	+	++	+	+
	++	+	++	++	++	+++	++	+
	++	+	+	+	++	++	+	+
Lolium + *Artemisia* . . .	++	+	+	+	+	++	+	—
	++	+	+	+	++	++	++	—
	+	+	+	+	++	+++	+	—

Tabelle 6. *Aminosäureabscheidungen von Mischkulturen.*
Durchschnittsmengen der drei Wiederholungen, nach Abzug der von der entsprechenden Anzahl abgetöteter Samen abgegebenen Quantitäten. Zeichen wie in Tabelle 4.

	Alanin	Aminobuttersäure	Valin	Leucin	Serin	Asparaginsäure	Glutaminsäure	Tryptophan	Summe γ	Summe γ : Wurzelgewicht (Tabelle 1)
Halb steril:										
Trifolium + *Lolium*	+	—	+	++	+	+	++	—	25	0,27
Trifolium + *Artemisia*	0	—	+	+	0	+	0	—	7,5	0,17
Lolium + *Artemisia*	+	—	0	+	0	+	0	—	7,5	0,07
Voll steril:										
Trifolium + *Lolium*	+	+	0	+	+	+	+	+	17,5	0,18
Trifolium + *Artemisia*	+	+	++	++	+	+	0	+	27,5	0,74
Lolium + *Artemisia*	+	+	0	+	+	+	0	—	12,5	0,13

Mischkulturen bei voll steriler Kultur 2 Aminosäuren erscheinen, die bei Reinsaaten nirgends auftreten, das Tryptophan und die Aminobuttersäure. Als Unterschied ist ferner das teilweise reichlichere Auftreten von Alanin und Serin bei steriler Kultur zu nennen. Auffällig ist, daß Valin und Leucin bei der Mischung von *Trifolium* und *Lolium* unter halb sterilen Verhältnissen, bei der Kombination von *Trifolium* und *Artemisia* bei voll steriler Kultur reichlicher auftreten.

Versucht man unter den obengenannten Gesichtspunkten die quantitativen Verhältnisse zu berücksichtigen, so ergeben sich bei den Kombinationen mit *Lolium perenne* meist besonders niedrige Gesamtmengen von Aminosäuren je Milligramm Wurzelmasse. Nur die Mischkultur von *Trifolium* und *Lolium* unter halbsterilen Bedingungen macht hierin eine Ausnahme. Es könnte angenommen werden, daß die sehr stickstoffbedürftigen Pflanzen von *Lolium perenne* hier in besonderem Maße Aminosäuren verbraucht haben. Daß insbesondere für Gramineen (z. B. Weizen und *Zea mays*) Aminosäuren als Stickstoffquellen in Frage kommen, ist nachgewiesen worden (Schreiner u. Skinner 1912, Brigham 1917).

Es ist noch unklar, wie es kommt, daß bei den Mischkulturen unter voll sterilen Bedingungen zwei in anderen Fällen nicht nachweisbare Aminosäuren auftreten. Nahe läge der Gedanke, daß diese unter halb sterilen Bedingungen von Mikroorganismen verbraucht worden wären. Das könnte aber höchstens bei den Mischkulturen der Fall sein. Denn auch in voll sterilen Reinkulturen traten Tryptophan und Aminobuttersäure nicht in Erscheinung. Es wäre jedenfalls wünschenswert, gerade diese Frage weiter zu untersuchen. Es erscheint äußerst interessant, daß in diesem Falle durch das Zusammenwachsen zweier Angiospermenarten die Verhältnisse so verändert werden, daß zwei in den Reinkulturen nicht nachweisbare Aminosäuren auftreten.

Zusammenfassung.

Zum Nachweis der Abscheidung von Aminosäuren durch Pflanzenwurzeln wurden *Trifolium repens*, *Lolium perenne* und *Artemisia absinthium* in Reinsaaten und Mischkulturen auf Quarzsand in Nährlösungen kultiviert. Die Versuche erfolgten in zwei Serien. In einer von diesen wurden die Pflanzen unter voll sterilen Bedingungen aufgezogen; in der zweiten war in allerdings geringem Umfange eine Infektion durch Mikroorganismen möglich.

In voll steriler Kultur ist das Wachstum etwas schwächer. Am meisten wird hiervon *Trifolium repens*, am wenigsten *Lolium perenne* betroffen. Das Verhältnis des Gewichtes der Sprosse und Blätter zu dem der Wurzeln wird bei steriler Kultur meist zugunsten des letzteren verschoben. Die möglichen Gründe dieser Unterschiede werden erörtert. Auch durch die Mischkulturen wird die Wachstumsmöglichkeit der Arten beeinflußt, wie im einzelnen ausgeführt wird.

24 Tage nach der Aussaat wurde nach Entnahme der Pflanzen der Quarzsand mit Alkohol (50%) ausgewaschen. Die hierdurch gewonnene Lösung wurde auf papierchromatischem Wege auf ihren Gehalt an Aminosäuren geprüft. Bei allen Kulturen konnten 4—8 Aminosäuren nachgewiesen werden.

Die Abscheidung der Aminosäuren wird stärkstens durch die Methode der Anzucht beeinflußt. Die dadurch bedingten Unterschiede sind größer als diejenigen zwischen den Kulturen der einzelnen Arten. Es ergibt sich ein möglicher Zusammenhang zwischen den Ansprüchen der einzelnen Arten an die Luftkapazität des Bodens und den Verschiedenheiten des Verhaltens bei der Aminosäureabscheidung unter halb und voll sterilen Bedingungen. Bei den Mischkulturen treten unter voll sterilen Bedingungen zwei in den Versuchen sonst nicht nachweisbare Aminosäuren, Aminobuttersäure und Tryptophan, auf. Es liegen also in diesen hier untersuchten Fällen unter dem Einfluß des Zusammenwachsens zweier Angiospermenarten besondere, in entsprechenden Reinkulturen nicht erscheinende Verbindungen vor.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für Beihilfen für die Durchführung der Untersuchungen ergebenst gedankt.

Literatur.

Audus, L., and I. H. Quastel: Toxic effects of amino-acids and amines on seedling growth. Nature (Lond.) **160**, 222 (1947). — Bode, H. R.: Über Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkungen auf andere Pflanzen. Planta (Berl.) **30**, 567—589 (1940). — Bonner, J.: The role of toxic substances in the interactions of higher plants. Bot. Review **16**, 51—65 (1950a). — Plant biochemistry. XVII u. 537 S. New York: Acad. Press. 1950b. — Bremner, J. M.: The amino acid composition of the protein material in soil. Biochemic. J. **47**, 538—542 (1950). — Brigham, R. O.: Soil Sci. **3**, 155 (1917). Zit. in Bonner 1950b. — Cramer, F.: Papierchromatographie. Monographien zur angewandten Chemie, Nr. 64, 2. Aufl. Weinheim 1953. — Davidson, D. I., F. J. Snowden and H. J. Atkinson: Application of paper chromatography to identification and quantitative estimation of amino acids in soil organic matter fractions. Soil Sci. **71**, 347—352 (1951). — Funke, G. L.: The influence of *Artemisia absinthium* on neighbouring plants. Blumea (Leiden) **5**, 281—293 (1943). — Grimm, H.: Zur Physiologie und mikrobiologischen Beeinflussung genuiner Hemmstoffe von *Digitalis purpurea*. Z. Bot. **41**, 405—444 (1953). — Kandler, O.: Papierchromatographischer Nachweis der Aminosäureabscheidung in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **6b**, 437—445 (1951). — Katznelson, H.: The „rhizosphere effect" of mangels on certain groups of soil microorganisms. Soil Sci. **62**, 343—354 (1946). — Katznelson, H., A. G. Lochhead and M. I. Timonin: Soil microorganisms and the rhizosphere. Bot. Review **14**, 543—587 (1948). — Knapp, R.: Die Ruderalgesellschaften in Halle und seiner Umgebung. Halle a. S. 1945. 31. S. — Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Stuttgart-Ludwigsburg: Ulmer 1948. 94. S. — Pflanzengesellschaften. Hemmende und fördernde Einflüsse unter Pflanzen. Umschau **53**, 624—627 (1953). — Knapp, R., u. H. F. Linskens: Über Aminosäuren aus der Blattstreu einiger Pflanzenarten von Wäldern. Naturwiss. **41**, 480—481 (1954). — Knapp, R., u. P. Thyssen: Untersuchungen über die gegenseitige Beeinflussung von Heilpflanzen in Mischkulturen. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 59—69 (1952). — Lieth, H.: Untersuchungen über die Bodenstruktur und andere vom Tritt abhängende Faktoren in den Rasengesellschaften des Rheinisch-Bergischen Kreises. Diss. Köln 1953. — Linskens, H. F.: Physiologie der Pollenschlauch-Hemmung selbststeriler Petunien. Z. Bot. **42** (1954). — Lochhead, A. G.: Plant growth in relation to the bacterial equilibrium in soil. Trans.

Roy. Soc. Canada **42**, 3, 73—80 (1948). — LOCHHEAD, A. G., and R. H. THEXTON: Qualitative studies of soil microorganisms. VII. The „rhizosphere effect" in relation to the amino acid nutrition of bacteria. Canad. J. Res. C **25**, 20—26 (1947). — MATTHIAS, W.: Serienuntersuchungen mit Hilfe einer neuen Form der Streifenpapierchromatographie. Naturwiss. **41**, 17 (1954). — MITSCHERLICH, E. A., R. HOFFMANN u. H. PAULIG: Landwirtsch. Jb. **49**, 335 (1916). Zit. in SCHROPP 1951. — NIEMANN, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Ausscheidung keimungshemmender Stoffe aus Früchten und Samen unter besonderer Berücksichtigung von *Foeniculum vulgare* MILLER. Flora (Jena) **139**, 185—242 (1952). — PARKER, D. I., F. J. SNOWDEN and H. J. ATKINSON: The nitrogen distribution and amino acid content of certain soil organic matter fractions. Sci. Agricult. **32**, 163—169 (1952). — SCHREINER, O., and E. C. SHOREY: The presence of arginine and histidine in soils. J. of Biol. Chem. **8**, 381—384 (1910). — SCHREINER, O., and J. J. SKINNER: U. S. Bur. Soils Bull. **87** (1912). Zit. in BONNER 1950b. — SCHROPP, W.: Der Vegetationsversuch 1. Die Methodik der Wasserkultur höherer Pflanzen. Radebeul u. Berlin: Neumann 1951. XI u. 313 S. — VIRTANEN, A. I., and T. LAINE: Investigations on the root nodule bacteria of leguminous plants. XXII. The excretion products of root nodules. The mechanism of N-fixation. Biochemic. J. **33**, 412—427 (1939). — WEHMER, C., u. M. HADDERS: Systematische Verbreitung und Vorkommen freier Aminosäuren. In Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. IV/3, S. 180—190. 1933.

Dr. H. F. LINSKENS, Köln a. Rh., Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 45, S. 118—124 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

ZUR FRAGE DER BEWEGUNG FLUORESCIERENDER FARBSTOFFE IM PFLANZENKÖRPER.

Von

WALTER SCHUMACHER und MAGDALENA HÜLSBRUCH.

(Eingegangen am 6. November 1954.)

Im Jahre 1949 hat L. BAUER in seiner Arbeit „Über den Wanderungsweg fluorescierender Farbstoffe in den Siebröhren" nachzuweisen versucht, daß das erstmalig 1933 von SCHUMACHER zur Markierung einer Stoffbewegung in den Siebröhren benutzte Fluorescein ebenso wie einige andere Farbstoffe primär nicht im Plasma, sondern im Zellsaft der Siebröhren bewegt würde. 1953 hat derselbe Autor in einer weiteren sehr umfangreichen Arbeit wiederum die Ansicht vertreten, daß fluorescierende Farbstoffe und in völliger Analogie dazu sogar alle körpereigenen Substanzen in der Pflanze nur gleichzeitig mit ihrem Lösungsmittel transportiert würden, die Stoffwanderung daher stets eine Lösungsströmung sei. Da unser bisheriges Stillschweigen vielleicht mancherorts als Zustimmung aufgefaßt wird, sehen wir uns genötigt, im folgenden wenigstens zu einigen Punkten der BAUERschen Arbeiten in Kürze kritisch Stellung zu nehmen. Eine ausführliche Behandlung ist an dieser Stelle nicht beabsichtigt.

I. Zur Stoffbewegung in Parenchymen.

Es ist uns kaum möglich, ernsthaft über dieses Thema zu diskutieren, da BAUER vor allem die zahlreichen diesbezüglichen Arbeiten der holländischen Forscher, besonders aus dem Arbeitskreis um ARISZ, nicht berücksichtigt hat. Seine Stellungnahme entspricht daher auch nicht dem wirklichen Stand der Dinge. Daß Stoffe, die in den Zellsaft übertreten, sich in diesem durch Diffusion ausbreiten, hat bereits KOK (1932) gefunden. Daß aber auch ganz andere Bewegungsmöglichkeiten im Plasma der Zellen bestehen und daß insbesondere die Atmung beim Stofftransport im Gegensatz zu der Meinung BAUERs eine Rolle spielt, hat jüngst unter anderem noch ARISZ sehr eindrucksvoll gezeigt. Wir sehen daher keine Veranlassung, der seltsamen Umdeutung zu folgen, die BAUER fast gewaltsam unternehmen muß, um die Beobachtungen SCHUMACHERs über die Ausbreitung des Fluoresceins in Kürbishaaren seinem vorgefaßten Schema einzuordnen. Zu den Unstimmigkeiten bezüglich der Bewegung des Berberinsulfates hat der eine von uns (HÜLSBRUCH) bereits a. a. O. Stellung genommen.

II. Zur Farbstoffwanderung in Siebröhren.

BAUER glaubte 1949 an den Stielen abgeschnittener *Bryonia*-Blätter direkt beobachtet zu haben, daß das in den Siebröhren sich fort-

bewegende Fluorescein zuerst im Zellsaft erscheint und erst sekundär vom Plasma adsorbiert wird. BAUER ist jedoch hierbei der Frage, wie unter diesen Voraussetzungen der Durchtritt durch die sich immer wiederholenden Plasmafilter an jeder einzelnen Siebplatte erfolgen soll, ebenso ausgewichen wie der Klärung des Farbstoffübertritts zwischen benachbarten Parenchymzellen. Indessen wäre, wenn allein die Grundbeobachtung BAUERs richtig und für einen Nachuntersucher klar zu reproduzieren wäre, auch ohne dies ein so großer Fortschritt erzielt, daß wir ihn sicherlich als erste freudig anerkannt hätten. Leider konnten wir jedoch, obwohl wir viel Zeit darauf verwendet haben, uns nicht davon überzeugen, daß das, was BAUER an Beobachtungstatsachen mitteilt, der Wirklichkeit entspricht.

Ein grundsätzliches Bedenken gegen die gesamten Arbeiten BAUERs muß hier vorangestellt werden. BAUER hat stets nur an abgeschnittenen Blättern und Blattstielfragmenten und hier nur mit sehr kleinen Wanderstrecken gearbeitet. Wir können seiner Behauptung, daß sich abgeschnittene Organe in allen Punkten wie intakte verhielten, nicht zustimmen und glauben vielmehr, daß manche seiner Ergebnisse gerade hierdurch erklärt werden müssen. So breitet sich z. B. Fluorescein im Phloem abgeschnittener Blätter und Blattstiele wesentlich langsamer aus als in intakten u. a. m. BAUER scheint inzwischen selbst Zweifel an der Brauchbarkeit seines Versuchsobjektes bekommen zu haben. So schreibt er auf S. 413/14 seiner Arbeit von 1953, wo er die Versuche ROUSCHALs erwähnt, daß er „sich der Kritik SCHUMACHERs bezüglich der Wahl des Objektes nachdrücklich anschließe", da alle Cucurbitaceen beim Anschneiden aus ihren Siebröhren einen Saftaustritt zeigten, dessen Bedeutung für einen normalen Stofftransport dahinstehe. Wir haben dem nur die Bemerkung hinzuzufügen, daß die entscheidenden Versuche BAUERs aus dem Jahre 1949 gerade an abgeschnittenen Stielen der *Cucurbitacee Bryonia* gemacht worden sind, so daß sie schon deshalb nicht sehr zuverlässig erscheinen können.

Tatsächlich können wir nicht glauben, daß BAUER bei seinem Versuch, die Farbstoffbewegung unmittelbar zu beobachten, überhaupt einen ungestörten Vorgang gesehen hat. Das Arbeiten mit dem starken UV-Licht seiner Apparatur, das die notwendige längere und sorgfältige Beobachtung ohne Zellschädigung ausschließt, die geringe Vergrößerung (200fach), bei der wir keine Einzelheiten mehr wahrnehmen können, der kurze Abstand der Beobachtungsstelle (nur $1^1/_2$ cm) vom Ort der Farbstoffeinführung und manche anderen Dinge haben bei uns schon während des Lesens starke Bedenken erregt. Bei unseren Versuchen zur Nachprüfung stießen wir aber auch noch an anderen Punkten auf unerklärliche Widersprüche.

So können wir nicht bestätigen, daß für die Aufnahme und Abwanderung des Fluoresceins im Phloem der p_H-Wert der von außen

gebotenen Lösung eine besondere Rolle spielt. Die von BAUER verwandte $^1/_{15}$ molare Pufferlösung schädigt außerdem das Gewebe. Auch konnten wir uns nicht davon überzeugen, daß das normale Leuchtbild fluorescierender Siebröhren durch ein saures Bad verändert wird. Wie BAUER selbst angibt, erlischt nach einem solchen Eingriff die Fluorescenz in den Schnitten rasch, d. h. es erfolgt offensichtlich eine Schädigung. Aus den hierbei sich abspielenden Vorgängen richtige Schlüsse zu ziehen, dürfte sehr schwierig sein. Auch die Angabe, daß sich bei *Bryonia* die Siebplatten selbst mit Fluorescein färbten, ist unrichtig. Sie bleiben ebenso wie bei *Pelargonium* ungefärbt.

Ganz besonders überrascht waren wir jedoch über die immer wiederholten Angaben BAUERS, daß *Berberinsulfat* in den Siebröhren genau so leicht und gut wie Fluorescein zur Wanderung zu bringen sei und daß sich auch hier das primäre Auftreten des Farbstoffes in den Siebröhrenvacuolen beobachten lasse, ja, daß er den Farbstoff sogar neben Fluorescein in derselben Siebröhre gesehen habe. Es ist uns bis jetzt nie gelungen, diese Versuche zu reproduzieren. Sowohl bei abgeschnittenen Blättern von *Bryonia* wie bei abgeschnittenen und an der Pflanze befindlichen Blättern von *Pelargonium* haben wir das Berberinsulfat zwar einige Male in unmittelbarer Nähe der Wunde (1,5 bis höchstens 3 cm) in den Kernen und Mikrosomen von Geleitzellzügen gesehen. Ob der Farbstoff hierbei primär in den anliegenden Siebröhren und ganz besonders in den Vacuolen derselben befördert wurde oder etwa in den Membranen wanderte, konnten wir nicht erkennen, da die Siebröhren selbst, im Gegensatz zu einer Fluoresceinfärbung, keine nennenswerten Farbstoffmengen aufnehmen. Nach STRUGGER dringt Berberinsulfat nur im alkalischen Milieu in das Plasma der Zellen, jedoch nie in die Zellvacuolen ein. Auch PERNER und DRAWERT berichten übereinstimmend über gleiche Befunde. Trotzdem glaubt BAUER merkwürdigerweise an einen Transport in den Vacuolen der Siebröhren.

Auf keinen Fall kann aber die Rede davon sein, daß Berberinsulfat auch nur annähernd in der gleichen Weise wie Fluorescein in Siebröhren über größere Strecken transportabel und zur Markierung eines Stofftransportes verwendbar wäre, gleichgültig, ob man es aus einer Lösung oder in Gelatine bietet. Bringt man z. B. gleichzeitig auf einen Teil der leicht angeschabten Nerven eines *Pelargonium*-Blattes Berberinsulfat-Gelatine (0,1%; die von BAUER meist verwendete Konzentration von 1% schädigt nach unseren Erfahrungen), während der andere Teil der Nerven desselben Blattes mit Fluoresceinkalium-Gelatine (0,1%) unter Bedeckung mit Leukoplaststreifen behandelt wird, so konnten wir nach etwa 8 Std beobachten, daß das Fluorescein die Blattnerven sowie den ganzen Blattstiel (4 + 11 cm) in üblicher Weise völlig durchwandert hatte und bereits weiter auf unbekannte Strecken in den Sproß eingedrungen war, während das Berberinsulfat basalwärts entweder über-

haupt keine Bewegung zeigte oder die Mikrosomen und Kerne der Geleitzellen in einer Entfernung von 1,5 bis höchstens 3 cm gefärbt hatte, den Blattstielansatz größerer Blätter aber nie erreichte.

Wir sind auch erstaunt, daß BAUER bei seinen Versuchen mit Berberinsulfatlösungen niemals den fast regelmäßig eintretenden raschen Transport dieses Farbstoffes im Transpirationsstrom nach oben, wie ihn STRUGGER beschreibt, sowie die an abgeschnittenen Blättern nicht seltene Rücksaugung in den Gefäßen nach unten erwähnt, obwohl diese Vorgänge für die Beurteilung seiner Befunde nicht gleichgültig sein können.

Aus der letzten sehr umfangreichen Veröffentlichung BAUERs (1953) haben wir allein seine Versuche, an abgeschnittenen Blattstielfragmenten von *Pelargonium* eine osmotisch hervorgerufene Wasserströmung in den Siebröhren nachzuweisen, einer Nachprüfung unterzogen, da nur sie uns wirklich etwas Neues zu bieten scheinen. Leider stießen wir aber auch hier wieder sofort auf erhebliche Unstimmigkeiten. Wie BAUER auf S. 396 selbst hervorhebt, gründet er seine ganzen Versuche in dieser Arbeit vornehmlich auf Geschwindigkeitsmessungen der Fluoresceinbewegung, die von ihm nach dem Ausweis seiner zahlreichen Tabellen mit einer erstaunlichen Genauigkeit und Übereinstimmung durchgeführt wurden. Wer jedoch Technik und Objekte aus eigener Anschauung kennt, dem müssen bei diesen exakten Angaben erhebliche Bedenken aufsteigen. Wie immer hat BAUER seine Messungen nur über sehr kleine Strecken, die selten 30 mm überschreiten, durchgeführt. Nun ist aber weder der Anfang noch das Ende der Wanderstrecke auf Bruchteile eines Millimeters, wie das BAUER angibt, genau feststellbar. Die Einführung des Farbstoffes erfolgt über eine vermutlich mindestens 2—3 mm breite Wunde, wobei der genaue Ort des Eintritts in die Siebröhren überhaupt nicht angegeben werden kann. Das Ende der Wanderstrecke — das BAUER der Einfachheit halber lediglich an Querschnitten bestimmt, die aber nur eine sehr ungenaue Aussage zulassen — ist nach unseren Erfahrungen höchstens mit einer Genauigkeitsgrenze von mehreren Millimetern anzugeben, da die Spitze schon so schwach leuchtet, daß sie auf Querschnitten überhaupt nicht, auf Längsschnitten aber eben nur mit dieser Unsicherheitsgrenze erkannt werden kann. Noch viel schlimmer aber steht es mit der Zeit, die als weitere Fehlerquelle in die Rechnungen BAUERs eingegangen ist. BAUER hat bei einer Gesamtversuchsdauer von nur 3 Std (!) stets einfach pauschal eine halbe Stunde abgezogen, um angeblich so die Zeit zu erfassen, die vergehen muß, bis der Farbstoff nach dem Auftragen auf die Wunde in die Siebröhren eindringt und (was nicht dasselbe ist!) sich in diesen auszubreiten beginnt. Nach unseren Erfahrungen, besonders bei *Pelargonium*, variiert jedoch diese Zeit individuell ganz außerordentlich stark. Selbst die einzelnen Nerven ein und desselben Blattes können unter sich

erhebliche Unterschiede zeigen. So kann es sein, daß die Wanderung schon nach einer Viertelstunde einsetzt, es kann aber ebensogut 1—3 Std dauern, bis irgendeine Bewegung erfolgt. Dies gilt besonders auch für abgeschnittene Blätter. Wenn nun die gesamte Meßstrecke nur sehr klein und außerdem nur sehr ungenau bestimmt ist, die Versuchsdauer aber erstaunlich kurz angesetzt und dazu die eigentliche Wanderzeit nicht exakt erfaßt wird, dann müssen hierdurch derartige Unsicherheiten und Fehler in die Rechnung kommen, daß wir die exakten Zahlen Bauers und ihre angebliche statistische Sicherung nur für eine bedauerliche Selbsttäuschung halten können. Ganz unbeachtet bleibt dabei, daß die stillschweigend vorausgesetzte Stetigkeit der Ausbreitungsbewegung in den Siebröhren noch keineswegs erwiesen, ja eigentlich unwahrscheinlich ist.

Wenn uns somit die genauen quantitativen Daten fast aller Versuche Bauers sehr unsicher erscheinen müssen, so haben wir doch zunächst angenommen, daß wenigstens qualitativ die von Bauer behauptete einseitige Farbstoffverschiebung als Folge einer einseitigen osmotischen Saugung realisierbar sein würde. Leider sind wir jedoch auch bei der Nachprüfung dieser im Grunde sehr einfachen Versuche auf Schwierigkeiten gestoßen. So ist schon die Grundvoraussetzung, daß sich der Indikatorfarbstoff an Stielfragmenten, denen der Farbstoff in der Mitte zugeführt wird, während die beiden angeschnittenen Enden in Wasser tauchen, regelmäßig und gleichmäßig nach beiden Seiten ausbreitet, keineswegs in allen Fällen sicher realisierbar. Wir fanden nämlich unter diesen Umständen gar nicht selten ebenfalls eine einseitige Ausbreitung (s. Zeile 1 der Tabelle 1)! In allen Fällen erwies sich das Parenchym, meist aber auch ein Teil der Siebröhren beiderseits der Wunde auf eine Strecke von 3—5 mm mit Farbstoff überschwemmt, so daß erst außerhalb dieses Bereiches genauere Messungen möglich waren. Aber auch unsere Versuche mit einseitig angesetzten Osmotika verliefen teilweise genau entgegengesetzt zu den Angaben Bauers und ebenfalls nur mit einer starken Streuung. Wir geben nachstehend eine kurze tabellarische Übersicht über unsere Versuche, die wir schließlich abgebrochen haben, da es nicht unsere Aufgabe sein kann, den Ursachen der Widersprüche nachzuspüren.

Wir sind von diesen Ergebnissen um so mehr enttäuscht, als wir es a priori gar nicht für unmöglich halten möchten, daß man an einem kurzen Stielfragment durch die beiderseits geöffneten Siebröhrenbahnen eine Wasserströmung osmotisch erzwingen kann. Jeder Saftaustritt aus angeschnittenen Siebröhren zeigt ja, daß unter solchen Bedingungen eine Flüssigkeitsbewegung in den Siebröhren tatsächlich möglich ist. Eine ganz andere Frage ist aber, ob daraus für die normalen Verhältnisse an unverletzten Organen irgendein Rückschluß möglich ist. Zu den Bauerschen Experimenten aber müßte man (immer ihre Richtigkeit

Tabelle 1. *Bewegungsrichtung des Fluoresceins in isolierten Blattstielen von Pelargonium zonale.*

Nr.	Behandlung der Stielfragmente nach Einführung des Farbstoffes in die Mitte (Stiellänge 8—12 cm, t = 18—22°, Versuchsdauer 4½—8 Std)		Zahl der Versuche mit einer Ausbreitung des Farbstoffes über 5 mm von der Einführungsstelle				Richtung der Bewegung nach BAUER
			Ausbreitung einseitig		Ausbreitung beiderseitig (→ bzw. ← bedeutet bevorzugte Ausbreitung in der einen Richtung)	Keine Ausbreitung in der Versuchszeit	
	am einen Ende[1]	am anderen Ende	zum Osmotikum (bzw. Wasser bei Kontrolle)	zum Wasser			
1	Wasser	Wasser	5	6	3	3	ausschließlich beiderseits
2	Rohrzucker 0,5 mol	Wasser	3	1	4 + 1 ←	2	ausschließlich einseitig zum Osmotikum
3	Rohrzucker 0,4 mol	Wasser	1	8	1 →	2	ausschließlich einseitig zum Osmotikum
4	KNO_3 0,236 mol (= 0,4 mol Rohrzucker)	Wasser	5	1	1 + 2 ←	1	ausschließlich beiderseits
5	Rohrzucker 0,3 mol	Wasser	1	2	3 + 1 →	3	beiderseits
6	Rohrzucker 0,2 mol	Wasser	1	7	2		ausschließlich zum Wasser

[1] Wesentliche Unterschiede wurden nicht beobachtet, wenn basales und apikales Ende des Stieles ausgetauscht wurden.

vorausgesetzt) sogar noch weiter fragen, ob durch sie tatsächlich eine einseitige Wasserdurchströmung in den Siebröhren bewiesen werden könnte. Was hier direkt beobachtet wird, ist ja allein die Richtungsänderung in der Bewegung des Farbstoffes unter dem Ferneinfluß eines Osmotikums, wobei andere Wirkungen des letzteren keineswegs ausgeschlossen sind. So beschreibt z. B. KURSSANOW die Reizwirkung, die einseitig gebotener Zucker auf das Phloem eines Leitbündels auszuüben vermag. Ob unter solchen Bedingungen also gleichzeitig eine einseitige Wasserbewegung erfolgte, kann gar nicht ohne nähere Untersuchung entschieden werden. Nachdem wir jedoch nicht einmal in der Lage sind, die experimentellen Ergebnisse BAUERS eindeutig zu reproduzieren, erübrigt sich eine weitere Diskussion.

Ein Wort mag schließlich noch zu dem Versuch BAUERS gesagt werden, die Bedeutungslosigkeit von Atmungsvorgängen für die Mechanik des Stofftransportes nachzuweisen. Auch hier ist es bedauerlich, daß BAUER vor allem die Befunde des Arbeitskreises um

Kurssanow, aus denen klar das Gegenteil hervorgeht, offensichtlich nicht kennt. Wir können diese russischen Arbeiten durch eigene Messungen im hiesigen Institut bestätigen und darüber hinaus hinzufügen, daß uns schon vor längerer Zeit der Versuch gelungen ist, durch Lokaleinwirkung von Blausäure den Stofftransport im Leitbündel reversibel zu blockieren. Dies entspricht völlig den Befunden von Arisz über die Beeinflußbarkeit von Transportvorgängen in Parenchymen. Eine Veröffentlichung darüber wird demnächst an anderer Stelle durch J. Willenbrink erfolgen.

Wir bedauern, daß wir im Vorstehenden so viel negative Kritik üben mußten. Nachdem aber der — von Huber auch noch besonders propagierte — Anspruch erhoben wurde, „endlich Klarheit in die Verworrenheit des Stoffleitungsproblems gebracht zu haben", schien es uns doch erforderlich, unsererseits nicht mehr völlig zu schweigen. Auf Einzelheiten und weitere polemische Entgegnungen möchten wir jedoch im Interesse eigener fruchtbarerer Arbeiten nicht mehr antworten.

Literatur.

Arisz, W. H.: Transport of organic compounds. Ann. Rev. Plant Physiol. **3** (1952); daselbst weitere Literatur. — Absorption and transport by the tentacles of Drosera capensis V. Influence on the transport of substances inhibiting enzymatic processes. Acta bot. neerl. **2** (1953). — Bauer, L.: Über den Wanderungsweg fluorescierender Farbstoffe in den Siebröhren. Planta (Berl.) **37** (1949). — Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. Planta (Berl.) **42** (1953). — Drawert, H.: Vitale Fluorochromierung der Mikrosomen mit Janusgrün, Nilblausulfat und Berberinsulfat. Ber. dtsch. bot. Ges. **66** (1953). — Huber, Br.: Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot. **15** (1954). — Hülsbruch, M.: Zum extrafascikulären Wasserweg in der Wurzel. Planta (Berl.) **43** (1954); **44** (1954). — Kok, Ali C. A.: Über den Transport körperfremder Stoffe durch parenchymatisches Gewebe. Rec. Trav. bot. néerl. 30 (1932). — Kurssanow, A. L.: Circulation des matières organiques dans la plante et action du système radiculaire. Essais de Botanique I. Acad. d. sciences de l'URSS, société bot. de l'URSS. Moscou 1954. — Kurssanow, A. L., u. M. W. Turkina: Die Atmung der Leitbündel. Vortr. Akad. Wiss. UdSSR. **84** (1952) (russ.). — Die Atmung der leitenden Gewebe und der Transport der Saccharose. Vortr. Akad. Wiss. UdSSR. **85** (1952) (russ.). — Kurssanow, A. L., M. W. Turkina u. J. M. Dubinina: Die Anwendung der Isotopenmethode bei der Erforschung des Zuckertransports in der Pflanze. Vortr. Akad. Wiss. UdSSR. **93** (1953) (russ.). — Turkina, M. W., u. J. M. Du inina: Einige Besonderheiten der Atmung der Gefäßbündel. Vortr. Akad. Wiss. UdSSR. **95** (1953) (russ.). — Perner, E. S.: Die Vitalfärbung mit Berberinsulfat und ihre physiologische Wirkung auf die Zellen höherer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **65** (1952). — Schumacher, W.: Untersuchungen über die Wanderung des Fluoresceins in den Siebröhren. Jb. wiss. Bot. **77** (1933). — Untersuchungen über die Wanderung des Fluoresceins in den Haaren von Cucurbita Pepo. Jb. wiss. Bot. **82** (1936). — Strugger, S.: Die luminescenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen 2 u. 3. Biol. Zbl. **59** (1939).

Prof. Dr. W. Schumacher, Dr. M. Hülsbruch, Bonn a. Rh., Meckenheimer Allee 170.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zuletzt erschien:

Fortschritte der Botanik

Begründet von Fritz von Wettstein. Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen und mit der Deutschen Botanischen Gesellschaft herausgegeben von **Ernst Gäumann**, Zürich, und **Otto Renner**, München.

Sechzehnter Band: **Bericht über das Jahr 1953.** Mit 40 Abbildungen. IV, 380 Seiten Gr.-8°. 1954. DM 46.—; Ganzleinen DM 48.80

Inhaltsübersicht: **Morphologie: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle.** Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — **Morphologie einschließlich Anatomie.** Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. — **Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.** Von Professor Dr. O. Jaag, Zürich. — **Submikroskopische Morphologie.** Von Priv.-Dozent Dr. K. Mühlethaler, Zürich. — **Systemlehre und Pflanzengeographie: a) Systematik und Stammesgeschichte der Pilze.** Von Dozent Dr. H. Kern, Zürich. **b) Systematik der Spermatophyta.** Von Professor Dr. K. Suessenguth, München. — **Paläobotanik.** Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. (Folgt in Band XVII.) — **Systematische und genetische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen, und Priv.-Dozent Dr. H. Merxmüller, München. — **Ökologische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim, und Professor Dr. H. Ellenberg, Hoisdorf/Holstein. — **Ökologie.** Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann. Münden. — **Physiologie des Stoffwechsels: Physikalisch-chemische Grundlagen der Lebensprozesse.** Von Professor Dr. W. Simonis, Hannover. (Folgt in Band XVII.) — **Zellphysiologie und Protoplasmatik.** Von Professor Dr. H. J. Bogen, Marburg/Lahn. — **Wasserumsatz und Stoffbewegungen.** Von Professor Dr. B. Huber, München. (Folgt in Band XVII). — **Mineralstoffwechsel.** Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). — **Stoffwechsel organischer Verbindungen I** (Photosynthese). Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg/Lahn. (Folgt in Band XVII.) — **Stoffwechsel organischer Verbindungen II.** Von Professor Dr. K. Paech, Tübingen. (Folgt in Band XVII.) — **Physiologie der Organbildung: Vererbung: a) Genetik der Mikroorganismen.** Von Professor Dr. Dr. H. Marquardt, Freiburg/Br. — **b) Genetik der Samenpflanzen.** Von Professor Dr. C. Harte, Köln. (Folgt in Band XVII.) — **Cytogenetik.** Von Professor Dr. J. Straub, Köln. (Folgt in Band XVII.) — **Wachstum.** Von Dozent Dr. J. Reinert, Bar Harbor, Maine (USA). — **Entwicklungsphysiologie.** Von Professor Dr. A. Lang, Los Angeles (Calif.). — **Viren: a) Pflanzenpathogene Viren.** Von Oberreg.-Rat Dr. E. Köhler, Braunschweig. (Folgt in Band XVII.) — **b) Bakteriophagen.** Von Dozent Dr. Dr. W. Weidel, Tübingen. (Folgt in Band XVII.) — **Sachverzeichnis.**

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Soeben erschien:

Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie

Von Professor Dr. **Alfred Kühn**, Direktor am Max Planck-Institut für Biologie Tübingen. Mit 477 Abbildungen. IX, 506 Seiten Gr.-8°. 1954. Ganzleinen DM 43.60

Inhaltsübersicht über die Vorlesungen: 1. Einleitung. Grundprobleme und Grundbegriffe. Entwicklungsphysiologie der Zelle; Formwechsel und Grundstruktur der Chromosomen; Mitosecyclus, Spiralisierung, Verdoppelung der Chromonemen. — 2. Architektur und chemischer Aufbau der Chromosomen. Nucleolenchromosomen, Euchromatin und Heterochromatin; Riesenchromosomen der Dipteren; submikroskopische Struktur der Chromosomen. — 3. Formwechsel der Chromosomen in Abhängigkeit von Funktionszuständen der Zelle und von der Zusammensetzung des Genoms. Die Meiose, Abhängigkeit ihres Verlaufs von inneren und äußeren Bedingungen. — 4. Der Verteilungsapparat der Chromosomen. Entstehung und Wandlung der Spindel; Meta- und Anaphasebewegung der Chromosomen; aberrante Verteilungsapparate. — 5. Cytoplasmateilung; Kernwachstum und Cytoplasmawachstum. — 6. Entwicklungsabläufe einzelliger Organismen als Modifikationsvorgänge. Vegetative und Dauerzustände, Sexualvorgänge; Amöben, *Actinophrys*, Phytomonadinen. — 7. Entwicklungsabläufe nichtzelliger offener und geschlossener Systeme. Bestimmung der Polarität und Organdetermination durch äußere und innere Bedingungen; *Saprolegnia, Bryopsis, Acetabularia.* — 8. Drei Gestaltungsprinzipien beim Aufbau einfacher mehrzelliger Systeme; Volvocales, Acrasieen, koloniebildende Chrysomonadinen. — 9. Befruchtung des Metazoeneies. Besamung, Vereinigung der Vorkerne, Entwicklungserregung. — 10. Polarität der Ausgangszelle in der Entwicklung vielzelliger Organismen. Bryophyten- und Pteridophytensporen, Fucaceeneier, Metazoeneier. — 11. Die Furchungsperiode. Veränderung der Kern-Plasmarelation; die Blastulazellen in entwicklungsphysiologischem Gleichgewichtszustand; Determination des Furchungsmusters, autonome periodische Cytoplasmaprozesse. Bedeutung der Eirinde. — 12. Primitiventwicklung der Echiniden. Normogenese; Isolierungs- und Transplantationsversuche, Gefälle-Hypothese. — 13. Vegetativisierung und Animalisierung von Echinidenkeimen. Physiologisch-chemische Prozesse. Bilateralität, Dorsoventralität. Wechselbeziehung zwischen Ektoderm und Skeletbildnern. — 14. Primitiventwicklung der Amphibien. Normogenese; Eibau, Symmetrisation, Furchung, Gestaltungsbewegungen der Gastrulation, Bewegungstendenzen der Blastulabereiche und ihre Koordination. — 15. Determination des Musters der Bewegungstendenzen der Blastulabereiche und der Gliederung der Blasteme bei der Amphibiengastrulation. Das Dorsalfeld, seine Neuformierung im Umkehrversuch. Physiologisch-chemische Ergebnisse am Amphibienkeim. — 16. Erste Differenzierungen der Keimblätter der Amphibien. Anlagenplan der Amphibienblastula; Determinationszustand des präsumptiven Ektoderm-, Entoderm- und Randzonenmaterials; autonome Differenzierung, Induktionsleistungen und Reaktionsfähigkeit des Chorda-Somiten-Bereichs. — 17. Morphogenese des Amphibien-Nervensystems. Normogenese. Determination seiner Gliederung, regionalspezifische Induktoren im Chordamesoderm, Induktionsstoffe, Quergliederung der Neuralanlage, mediolaterales Gefälle im Induktor. Selbstgliederung neuraler Organfelder. Determination der Längsgliederung der Neuralleiste durch die Somiten. Sekundäre Induktoren. Zeitliche Determiniertheit der Kompetenzen. — 18. Selbstgliederung des chordamesodermalen Feldes auf Grund eines Gefälles; abhängige Differenzierung der Seitenplatten. Entwicklung des Auges; Feldgliederung der Augenanlage, Determination der Linsenbildung; Dimensionsregulationen und Reparationen in der Augenentwicklung. Entwicklungsleistungen der Neuralleistenzellen bei der Knorpelbildung im Kopf und als Melanoblasten. — 19. Zusammenwirken von Entoderm-, Ektoderm- und Mesodermzellen in kombinierten Explantaten, Modell der Bildung entodermaler Hohlorgane. Extremitätenentwicklung; Rolle des mesenchymalen Blastems und des Ektoderms. Selbstgliederungs- und Induktionsfelder. Rückblick; Schlüsse auf die Verursachung der Normalentwicklung. — 20. Mosaikentwicklung der Ascidieen. Organbildende Keimesbezirke, Entwicklung von Teilkeimen ohne Regulation, Keimverschmelzung, organdeterminierende Stoffe im Eicytoplasma. — 21. Mosaikentwicklung bei Formen mit Spiralfurchung. Furchungsverlauf; Verteilung von Cytoplasmastoffen. Entwicklung von Teilkeimen, Selbstdifferenzierung, Regulationen im Larvenstadium. Eicytoplasmamosaik; larvale Differenzierung ohne Furchung. Rolle der Eirinde, Determination der Organisation im *Daphnia*-Ei. — 22. Determination der Körpergrundgestalt bei Insekten. Normogenese. Schnürungs- und Zerschneidungsversuche am Keim; Bildungszentrum und Differenzierungszentrum; Regulationseier, Periode der Keimesanlage als Selbstgliederungsfeld, das Ektoderm des Keimstreifs als Induktionsfeld. Eier mit früher Determination, Determinationsmosaik im Rindenplasma der Eizelle. Reichweite der embryonalen Determination, Imaginalscheiben; Determination der Urkeimzellen. — 23. Nachembryonale Entwicklung der Insekten. Metamorphose, das dreigliederige hormonale System in der Schmetterlingsmetamorphose; Reaktionsfähigkeit der Epidermis, Metamorphose von Hautimplantaten, Wiederholbarkeit der Metamorphoseschritte; artunspezifische Metamorphosehormone. — 24. Determination des Organmusters der Imago. Regionale Determination der Larvenepidermis. Regulationen in Imaginalscheiben; männliche Genitalscheiben und Augen-Antennen-Imaginalscheiben von *Drosophila;* differentielle Teilungen bei der Ommatidienbildung. Organmuster des Schmetterlingsflügels. — 25. Pflanzliche Entwicklungsvorgänge. Typische Entwicklung eines Krauts. Wirkung von Phytohormonen in der vegetativen Entwicklung auf Streckungswachstum, sekundäres Dickenwachstum, Bildung von Wurzeln und den Ausbau des Sproßsystems. Innere und äußere Bedingungen der Blühphase; Temperatur- und Lichtwirkungen, Blühhormone, Kurztags- und Langtagspflanzen, endogene Rhythmik. — 26. Äußere Bedingungen der Differenzierung vegetativer Pflanzenorgane bei Kurztags- und Langtagspflanzen, morphogenetische Wirkstoffe. Differenzierungen in Gewebekulturen, Polarität. Musterdeterminationen durch umschlagende Modifikationen durch differentielle Teilungen und durch Hemmungsfelder; Epidermismuster von Blättern. — 27. Materialordnung bei Differenzierungsvorgängen. Formbildungsleistungen in Gewebekulturen als Modelle funktioneller Strukturbildung in Stützgeweben. Biokristalliner Charakter des Echinodermenskelets; funktionelle Strukturen, nichtfunktionelle Korrelationen. — 28. Das Erbgefüge als Bedingung der Morphogenese. Innerzellige und zwischenzellige Genwirkungen, Phänokopien, sensible Perioden. Mutationswirkungen bei Insekten, Genwirkungen auf die Kompetenz von Zellen, auf Feldgliederungen und auf den Organcharakter. — 29. Letalfaktoren als Mittel der Analyse von Genwirkungen. Letalfaktoren bei Insekten. Phasenspezifität und Organspezifität, polyphänes Schädigungsmuster. Mutationswirkungen bei Wirbeltieren. — 30. Frage nach der Natur der Genwirkungen. Mutationswirkungen auf chemische Prozesse als Modelle; Genwirkketten und Wirknetze. Aktivierung bestimmter Gene; funktionelle Chromosomenreaktionen. Cytoplasmazustände bei Determinationsvorgängen, hypothetisches chemisches Modell. Cytoplasmastrukturen als Teile des Erbgefüges. Bedeutung der Ribonukleotide enthaltenden Cytoplasmastrukturen für die Morphogenese. Vielzahl der Proteine und der Nukleinsäuren als mögliche Grundlage der Genmannigfaltigkeit. Ungelöste Probleme. — Schriften- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.